

Extensive Schweinefreilandhaltung und ihre Auswirkung auf tierische Lebensgemeinschaften am Beispiel der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae)

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

(Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Biologie

der Philipps-Universität Marburg

vorgelegt von

Benjamin T. Hill

aus Frankfurt am Main

Marburg/Lahn, 2012

Vom Fachbereich Biologie

der Philipps-Universität Marburg als Dissertation am

2012 angenommen.

Erstgutachter: Prof. Dr. Lothar Beck

Zweitgutachter: Prof. Dr. Roland Brandl

Tag der mündlichen Prüfung am

Erklärung zu eigenen Veröffentlichungen

Teile der vorgelegten Dissertation wurden bereits in wissenschaftlichen Fachzeitschriften und Büchern publiziert. Im Einzelnen liegen folgende Veröffentlichungen vor:

- HILL, B.T., KÖSTERMEYER, H. & BEINLICH, B. (2000): Pigs - the forgotten grazing animal. - *La Canada* 13: 6-7.
- HILL, B.T., BECK, L.A. & BEINLICH, B. (2004): Reaktionen der Laufkäferzönose eines brachgefallenen Kalk-Ackers auf extensive Schweinebeweidung. - *Angew. Carabidol. Suppl. III*: 3-15.
- HILL, B.T., BEINLICH, B., KÖSTERMEYER, H., DIETERICH, M. & NEUGEBAUER, K.R. (2004): The pig grazing project: Prospects of a novel management tool. - In: Dieterich, M. & van der Straaten, J. (Hrsg.), *Cultural Landscapes and Land Use. The Nature Conservation - Society Interface*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishing: 193-208.
- HILL, B.T., BEINLICH, B., KÖSTERMEYER, H. & BECK, L.A. (2005a): Die Schweineweide als Lebensraum für Vögel (Aves) und Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae), dargestellt am Beispiel des Echeler Bruchs in der Warburger Börde (Kreis Höxter). - *Beitr. Naturk. Egge u. Weser* 17: 98-119.
- HILL, B.T., BEINLICH, I., BEINLICH, B. & BECK, L.A. (2005b): Zur Aktivität epigäischer Invertebraten auf Schweineweiden. - In: Neugebauer, K.R., Beinlich, B. & Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 193-197.

Inhaltsverzeichnis

1.	EINLEITUNG	1
2.	GESCHICHTE DER SCHWEINEHALTUNG IN MITTELEUROPA	6
3.	UNTERSUCHUNGSGEBIETE	12
3.1	Standorte	12
3.2	Weidemanagement und Nutzungsvarianten.....	18
4.	VERGLEICH DER LAUFKÄFERZÖNOSEN UND STANDÖRTLICH-STRUKTURELLER PARAMETER ZWISCHEN SCHWEINEWEIDE UND REFERENZNUTZUNGEN	21
4.1	Methoden.....	21
4.1.1	Erhebung der Laufkäferdaten.....	21
4.1.2	Erhebung standörtlich-strukturelle Parameter	24
4.1.3	Auswertung und Datenanalyse	26
4.1.4	Methodendiskussion	32
4.2	Artengemeinschaften	35
4.2.1	Räumlicher Vergleich.....	35
4.2.2	Zeitliche Entwicklung	57
4.3	Standörtlich-strukturelle Parameter.....	73
4.3.1	Vegetationsstruktur und Offenboden.....	73
4.3.2	Mikrorelief	81
4.4	Diskussion	83
4.4.1	Schweinebeweidung und Artenvielfalt der Laufkäfer	83
4.4.2	Veränderungen der Laufkäfergemeinschaften im Vergleich der Nutzungssysteme...	88
4.4.3	Einfluss von Weideschweinen auf die Struktur des Grünlands.....	97
5.	BESCHREIBUNG DER SCHWEINEWEIDEN ANHAND VON FUNKTIONELLEN MERKMALEN/ GRUPPEN DER LAUFKÄFER.....	102
5.1	Methoden.....	102
5.1.1	Erhebung Laufkäferdaten.....	102
5.1.2	Datengrundlage funktionelle Merkmale	102
5.1.3	Auswertung und Datenanalyse	105
5.1.4	Methodendiskussion	105
5.2	Funktionelle Merkmale der Laufkäfer	107
5.2.1	Auswirkung des Nutzungstyps	107

5.2.2	Vergleich der Standorte	112
5.3	Flugfähigkeit bzw. Flügelausbildung als Merkmal störungsgeprägter Lebensräume	118
5.3.1	Nutzungstyp.....	118
5.3.2	Dimorphe Arten.....	119
5.4	Diskussion	123
5.4.1	Funktionelle Merkmale und Strategien der Laufkäfer auf Schweineweiden.....	123
5.4.2	Flugfähigkeit von Laufkäfern in einem dynamischen Landnutzungssystem.....	132
6.	DIE SCHWEINEWEIDE ALS „MODERNES“ ELEMENT DER KULTURLANDSCHAFT	137
6.1	Methoden.....	137
6.1.1	Laufkäfererfassung	137
6.1.2	Auswertung und Datenanalyse	141
6.1.3	Methodendiskussion	143
6.2	Transekte.....	144
6.2.1	Bruchtaue	144
6.2.2	Schmandberg	148
6.3	Richtungsfallen	152
6.3.1	Bruchtaue	152
6.3.2	Schmandberg	154
6.4	Wühlstellen	156
6.4.1	Artengemeinschaft.....	156
6.4.2	Funktionelle Gruppen.....	159
6.5	Naturschutzfachliche Bewertung.....	160
6.5.1	Arten	160
6.5.2	Individuelle Fitness	164
6.6	Diskussion	166
6.6.1	Die Stellung der Schweineweide in der Kulturlandschaft.....	166
6.6.2	Schweinebeweidung als Managementmaßnahme?	176
7.	EINSATZMÖGLICHKEITEN DER EXTENSIVEN SCHWEINEFREILANDHALTUNG IN DER LANDSCHAFTSPFLEGE – BEWEIDUNG, LANDSCHAFTSSTRUKTUR UND AGRARPOLITIK	183
8.	ZUSAMMENFASSUNG	190
9.	LITERATUR	193
	ANHANG	218

Abbildungsverzeichnis:

Abb. 1:	Schweinefreilandhaltung im alten Ägypten (aus ten Cate 1972).	6
Abb. 2:	Spätmittelalterliche Darstellung der Eichelmast (aus ten Cate 1972).	9
Abb. 3:	Deutschlands „letzter Schweinehirt“ (aus ten Cate 1972).	11
Abb. 4:	Lage der Untersuchungsgebiete.	12
Abb. 5:	Überblick über das UG Bellersen-Bruchtaue (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (W) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.	14
Abb. 6:	Übersicht über das UG Bellersen-Schmandberg (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (B) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.	15
Abb. 7:	Überblick über das UG Lenzen (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (MW) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.	16
Abb. 8:	Überblick über das UG Tieringen (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (B) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.	17
Abb. 9:	Witterungsverlauf während der Vegetationsperiode (April – Oktober 2000) an den Standorten Bruchtaue/Schmandberg in Bellersen (Station Bad Driburg) sowie Tieringen (Station Stuttgart-Echterdingen).	18
Abb. 10a, b:	Box--Plots der mittleren Arten- und Individuenzahl der Laufkäfer pro Jahresfalle in Abhängigkeit vom Nutzungstyp (n=509). Abk.: * = Extremwerte.	35
Abb. 11:	Gesamt-Artenzahlen der nachgewiesenen Laufkäfer an den verschiedenen Standorten während der drei Untersuchungsjahre.	36
Abb. 12:	Mittlere Arten- und Individuenzahlen (logarithmisiert inkl. Standardabweichung) pro Jahresfalle der Laufkäfer an den Standorten Bruchtaue und Schmandberg während der drei Untersuchungsjahre.	37
Abb. 13:	Gesamt-Aktivitätsdichte pro Jahresfalle der Laufkäfer an den verschiedenen Standorten während der drei Untersuchungsjahre.	37
Abb. 14:	„ <i>Sample-based Rarefaction</i> -Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Bruchtaue.	39
Abb. 15:	„ <i>Sample-based Rarefaction</i> -Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Schmandberg.	40

Abb. 16:	„ <i>Sample-based Rarefaction</i> -Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Lenzen.	41
Abb. 17:	„ <i>Sample-based Rarefaction</i> -Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Tübingen.	42
Abb. 18:	Box-Plot des Dominanz-Indexes (nach Berger-Parker) nach Nutzungstyp (n=15).	43
Abb. 19:	Rank-Abundance Plot der Aktivitätsdominanz der einzelnen Teilflächen am Standort Bruchtaue.	44
Abb. 20:	Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der vier Teilflächen am Standort Bruchtaue.	46
Abb. 21:	Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der drei Teilflächen am Standort Schmandberg. Abk.: PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.	48
Abb. 22:	Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der fünf Teilflächen am Standort Lenzen.	50
Abb. 23:	Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der drei Teilflächen am Standort Tübingen.	51
Abb. 24a,b:	Box-Plots der Laufkäfer-Artendiversität nach Shannon-Wiener (a.) bzw. Margalef (b.) der einzelnen Nutzungstypen (alle Standorte, n=15).	52
Abb. 25:	Hierarchische Cluster Analyse (Average-Linkage-Verfahren) der Laufkäferzönosen der einzelnen Teilflächen und Standorte.	53
Abb. 26:	Ökologische Ansprüche der Laufkäfer-Arten (qualitativ) bzw. –Individuen (quantitativ) am Standort Bruchtaue.	55
Abb. 27a,b:	Zeitliche Entwicklung der Gesamt-Arten und Gesamt-Individuenzahlen (standardisiert auf je 100 Fallentage) auf den einzelnen Teilflächen, getrennt nach Nutzungstyp (mit Standardabweichung). Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.	58
Abb. 28:	Box-Plots des Arten-Turnovers von 2000 nach 2002 in den einzelnen Nutzungstypen an vier Standorten (n=15).	63
Abb. 29:	Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge an allen Standorten (n=410). Transformation der Daten mit BEALS Smoothing (vgl. Kap. 4.1.3). Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,5.	65

- Abb. 30a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Bruchtaue. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing (vgl. 4.1.3). Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,5. Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Schaf-/Pferdeweide. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt. 67
- Abb. 31a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Schmandberg. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind die ersten beiden Achsen und Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,4. Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schwein-Frühjahr; Lila Kreis = Schwein-Herbst. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt. 69
- Abb. 32a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Lenzen. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,5. Grüner Kreis = Brache-Nass; Hellgrüner Kreis = Brache-Feucht; Roter Kreis = Schweineweide-Nass; Orangener Kreis = Schweineweide-Feucht; Blauer Kreis = Mähwiese. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt. 70
- Abb. 33a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort TIERINGEN. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,5. Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Rinderweide. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt. 72
- Abb. 34a, b: Box-Plots der strukturellen Kenngrößen – Vegetationshöhe (n=1.017) und Offenbodenanteil (n=2.545) – für die verschiedenen Nutzungsvarianten an allen Standorten gemeinsam (* = Extremwerte). 73
- Abb. 35: Mittlere Vegetationshöhe (incl. Standardabweichung) im Umfeld der Bodenfallen (4 m²) an vier Standorten in Abhängigkeit der Landnutzung. Angaben mit Signifikanzniveau (p, 2-seitig) nach Mann-Whitney U-Test; ***<0,001. Für TIERINGEN liegen keine Daten vor. 75
- Abb. 36: Mittlerer Offenbodenanteil (incl. Standardabweichung) im Umfeld der Bodenfallen (1 m²) an allen Standorten in Abhängigkeit der Landnutzung. Angaben mit Signifikanzniveau (p, 2-seitig) nach Mann-Whitney U-Test; ***<0,001. 75
- Abb. 37: Vegetationsfüllung Zeilen, d. h. relative Dichte der Vegetation (%; x-Achse; incl. Standardabweichung) in verschiedenen Höhenschichten (y-Achse), getrennt nach Teilfläche und Standort. 76
- Abb. 38: Durchschnittliche Größe von Vegetationslücken (ARHS, Lückenmittel) in verschiedenen Höhenschichten (s. Legende), getrennt nach Teilfläche und Standort. 77

- Abb. 39a, b: Veränderung des mittleren Anteils an Offenboden im Fallenumfeld (jeweils $n=10$, mit Standardabweichung) im Verlauf der Vegetationsperiode (2000-2002) an den Standorten Bruchtaue (links) und Schmandberg (rechts). 78
- Abb. 40a, b: Veränderung der mittleren Vegetationshöhe im Fallenumfeld (jeweils $n=10$) auf unterschiedlich genutzten Schweineweiden im Verlauf der Jahre 2001 und 2002 an den Standorten Bruchtaue (links) und Schmandberg (rechts). Abk. siehe Abb. 39. 78
- Abb. 41: Korrelation des Arten-Turnovers mit dem durchschnittlichen Rohbodenanteil im Fallenumfeld auf den Schweineweiden für die verschiedenen Jahre an den Standorten Bruchtaue, Schmandberg und Lenzen. 79
- Abb. 42: Korrelation der Turnoverrate mit der jährlichen Besatzdichte (GVE/ha) auf den Schweineweiden für alle Standorte. 79
- Abb. 43: Korrelation der Laufkäfer-Artenzahl mit dem durchschnittlichen Rohbodenanteil im Fallenumfeld für alle Nutzungsvarianten und Standorte. 80
- Abb. 44a,b: Mikrorelief-Transekte am Standort Lenzen (a. Schweineweide, b. Brache) in den Jahren 1999 und 2000. 81
- Abb. 45a,b: Box-Plots der Bodenrauigkeit (berechnet als Standardabweichung der Mikrorelief-Transekte, s. Text) nach Nutzungstyp (a. $n=89$) und auf den Schweineweiden nach Untersuchungsjahr (b. $n=105$). 82
- Abb. 46a,b: Relative Häufigkeit bzgl. der Fortpflanzungsperiode (a., $n=26.302$) und dem Überwinterungsstadium (b., $n=26.324$) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue. 107
- Abb. 47: Mittlere Größenklasse (1 = sehr groß, 5 = sehr klein) der Laufkäfer-Individuen ($n=26.316$) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue. 108
- Abb. 48a,b: Relative Häufigkeit verschiedener Größenklassen (a., $n=26.324$) und Aktivitätsmuster (b., 26.249) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue. 109
- Abb. 49a,b: Relative Häufigkeit verschiedener Ernährungs- (a., $n=26.301$) und Fortbewegungstypen (b., $n=26.314$) in Abhängigkeit von Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue. 109
- Abb. 50a,b: Relative Häufigkeit der verschiedenen Körperfärbungen ($n=26.178$) und der Anwesenheit von Körperbehaarung (b., $n=26.293$) in Abhängigkeit von Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue. 110
- Abb. 51: Ordinationsdiagramm (NMS) der Jahresfänge 2002 von allen Standorten mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. funktioneller Gruppen (FG, nach Cole et al.

2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation (Darstellung nur $r^2 > 0,25$).
 Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Referenz-
 Grünland. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre
 aufgetrennt. 111

Abb. 52: Ordinationsdiagramm (NMS) des Jahres 2002 am Standort Bruchtaue mit
 Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al.
 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation. 113

Abb. 53: Ordinationsdiagramm (NMS, 1. und 2. Achse) der Entwicklung der
 Jahresfallenfänge der Schweineweide (Frühjahr) am Standort Schmandberg mit Angabe
 der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die
 Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation. 114

Abb. 54: Ordinationsdiagramm (NMS, 2. und 3. Achse) der Entwicklung der
 Jahresfallenfänge der Brache am Standort Schmandberg mit Angabe der funktionellen
 Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der
 Vektoren ist ein Maß für die Korrelation. 115

Abb. 55: Ordinationsdiagramm (NMS) des Jahres 2002 am Standort Lenzen mit Angabe
 der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die
 Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation. 116

Abb. 56: Ordinationsdiagramm der beiden ersten Achsen (NMS) des Jahres 2002 am
 Standort Tieringen mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen
 Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.
 117

Abb. 57: Flügelausbildung aller in Bodenfallen nachgewiesenen Laufkäfer ($n=26.384$),
 getrennt nach Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem
 Standort Bruchtaue. 118

Abb. 58a-d: Relative Häufigkeiten der Flügelausbildungs-Typen an den 4 Standorten,
 getrennt nach Nutzung und Jahr. Abk.: b = brachypter, d = dimorph, m = makropter (s.
 auch Abb. 57). 119

Abb. 59: Relative Anteile an langflügeligen (=makro) und kurzflügeligen (=brach)
 Individuen bei den dimorphen Arten in Abhängigkeit von der Nutzung im Jahre 2002
 ($n=2.344$). 120

Abb. 60: Relative Anteile an langflügeligen (=makro) und kurzflügeligen (=brach)
 Individuen im Jahre 2002 bei den dimorphen Arten in Abhängigkeit von Nutzung und
 Standort ($n=2.344$). 121

Abb. 61a, b: Relative Häufigkeit lang- (=makro) und kurzflügeliger Individuen (=brach) bei
 ausgewählten Arten der Gattung *Bembidion* (a.) und *Pterostichus* (b.) am Standort

Lenzen in Abhängigkeit von der Teilfläche in den Jahren 2000-2002 (Abk. s. Abb. 60).
122

Abb. 62a, b: Relative Häufigkeit lang- (=makro) und kurzflügeliger Individuen (=brach) bei ausgewählten dimorphen Arten (a. *Clivina fossor*; b. *Pterostichus strenuus*) an den Standorten Lenzen und Bruchtaue in Abhängigkeit vom Nutzungstyp in den Jahren 2000-2002. 122

Abb. 63: Lage des Fallentransektes (1-7) sowie der Richtungsfallen (schwarze Rechtecke, jeweils 4 Stk.) am Standort Bruchtaue (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). 139

Abb. 64: Lage des Fallentransektes (1-7) sowie der Richtungsfallen (schwarze Rechtecke, jeweils 4 Stk.) am Standort Schmandberg (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert).
139

Abb. 65: Hierarchische Clusteranalyse (Single Linkage; Distanzmaß χ^2) der verschiedenen Fallenstandorte des Transektes in der Bruchtaue. 147

Abb. 67: Hierarchische Clusteranalyse (Average Linkage between groups; Distanzmaß χ^2) der verschiedenen Fallenstandorte des Transektes am Schmandberg. 151

Abb. 68a-h: Abundanz einzelner Laufkäferarten an den drei mit Richtungsfallen untersuchten Ökotonen am Standort Bruchtaue mit Angabe der Wanderungsrichtung.
153

Abb. 69: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der unterschiedlichen Kompartimente der „Wühlstellen“ (s. Text). 157

Abb. 70: Relative Häufigkeit verschiedener funktioneller Gruppen (FG, sensu Cole et al. 2002) in den unterschiedlichen Kompartimenten der „Wühlstellen“ bzw. im angrenzenden „normalen“ Grünland an den Standorten Bruchtaue und Schmandberg.
159

Abb. 71: Vergleich des Stenökiegrads (nach Turin 2000) für die verschiedenen Nutzungstypen und Jahre in allen UG. 162

Abb. 72: Biomasse (Trockengewicht in g) von *Brachinus crepitans* mit Standardabweichung, getrennt nach Geschlechtern am Standort Schmandberg (2001 + 2002) (n=623). 165

Abb. 73: Biomasse (Trockengewicht in g) von *Carabus auratus* mit Standardabweichung, getrennt nach Geschlechtern am Standort Lenzen in den Jahren 2000 bis 2002 (n=258). 165

Tabellenverzeichnis:

Tab. 1:	Charakterisierung der Untersuchungsstandorte (Angaben z.T. aus Beinlich & Poschlod 2005; Jahn et al. 2005; Neugebauer 2004, verändert).....	12
Tab. 2:	Weidemanagement und Nutzungsvarianten.....	19
Tab. 3:	Überblick über Fallenzahl (BF = Bodenfalle) und Fangzeiträume an den verschiedenen Standorten in den Jahren 2000-2002.	21
Tab. 4:	Überblick über Fangdauer (in Fallentagen) an den verschiedenen Standorten.....	22
Tab. 5:	Anzahl der Mikrorelief-Transekte nach Standort, Nutzungstyp und Jahr.	26
Tab. 6:	Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in der Bruchtaue hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.	38
Tab. 7:	Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose am Schmandberg hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.	39
Tab. 8:	Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in Lenzen hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.	41
Tab. 9:	Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in Tieringen hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.	42
Tab. 10:	Laufkäfer-Artendiversität der einzelnen Teilflächen am Standort Bruchtaue.	53
Tab. 11:	Ähnlichkeitsindizes nach SÖRENSEN (Artenidentität) bzw. RENKONEN (Dominanzidentität) der Teilflächen am Standort Bruchtaue.....	54
Tab. 12:	Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Bruchtaue – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt).	59
Tab. 13:	Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Schmandberg – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt). .	60
Tab. 14:	Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Lenzen – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise <5 Ind. sind nicht berücksichtigt).	61
Tab. 15:	Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Tieringen – getrennt für die Teilflächen Schweineweide und Brache (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt). Angabe der Ergebnisse des Mann-Whitney U-Tests.....	62
Tab. 16:	Turnover-Raten zwischen den Untersuchungsjahren (zeitlicher Gradient) am Standort Bruchtaue (höchste Werte sind grau hinterlegt).	64
Tab. 17a,b:	Post-hoc Test der ANOVA (LSD) für die Bodenraugigkeit in Abhängigkeit des Nutzungstyps (a., links) und des Untersuchungsjahres (b., rechts).	82
Tab. 18:	Für die Analysen berücksichtigte funktionelle Merkmale der Laufkäfer mit Angabe der Variationsbreite, des Stadiums, auf welches das Merkmal Wirkungen entfaltet (Angaben in Klammern deuten auf indirekte Effekte hin) und Literaturquellen.....	102
Tab. 19:	Anzahl der nachgewiesenen Laufkäfer-Arten und –Individuen an den einzelnen Standorten, die von der Flügelausbildung als dimorph eingestuft werden in den Jahren 2000-2002 (vgl. Text).....	119
Tab. 20:	Zusammenstellung der quantitativ dominanten Ausprägung verschiedener funktioneller Merkmale der Laufkäfer („Life-history traits“) in Abhängigkeit des Nutzungstyps. Erläuterung der Merkmale in Kap. 5.1.	123

Tab. 21:	Korrelation bestimmter Merkmalsausprägungen mit den in der Ordination ermittelten Achsen (vgl. Kap. 4.2.2.4). Darstellung für die einzelnen Standorte und Nutzungstypen (Fettdruck weist auf gleichgerichtete Entwicklungen hin). Erläuterung der Merkmale in Kap. 5.1.....	124
Tab. 22:	Untersuchungsprogramm zur Erfassung der Laufkäfer im Umfeld der Schweineweiden (kursiv sind die für die Auswertung berücksichtigten Daten der regulären Erfassung dargestellt).	138
Tab. 23:	Lage und Fangdauer der Richtungsfallen an beiden Standorten in Bellersen (NRW).	140
Tab. 24:	Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Bruchtaue (vgl. Abb. 63, Abk. s. Tab. 22). Arten mit Einzelvorkommen (< 3 Individuen) kursiv (s. auch Abb. im Anhang).	144
Tab. 25:	Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Schmandberg (vgl. Abb. 64, Abk. s. Tab. 22). Arten mit Einzelvorkommen (< 3 Individuen) sind kursiv dargestellt (s. auch Abb. im Anhang).	149
Tab. 26:	Laufkäferaktivität und -artenzahl in den Richtungsfallen (n=12) am Standort Bruchtaue. Aus / Ein = Wanderungsrichtung mit Bezug zur Schweineweide.	152
Tab. 27:	Laufkäferaktivität in den Richtungsfallen (n=12) am Standort Schmandberg.	154
Tab. 28:	Aktivitätsdominanz (%) sowie Gesamtindividuenzahl der Laufkäfer-Arten in den Mikrohabitaten von Schweinewühlstellen sowie dem „normalen“ Grünland am Standort Bruchtaue (n = 104).	156
Tab. 29:	Relative Häufigkeit (%) sowie Gesamtabundanz der einzelnen Laufkäfer-Arten in den Mikrohabitaten von Schweinewühlstellen sowie dem „normalen“ Grünland am Standort Schmandberg (n = 115).	158
Tab. 30:	Gesamtzahl Rote Liste-Arten (RL Land bzw. BRD 0-3, R, D), Anzahl Arten der Vorwarnliste (in Klammern) nach Nutzungstyp sowie die Veränderung der Artenzahl auf den Schweineweiden im Zeitraum 2000 nach 2002.	160
Tab. 31:	Abundanz (inkl. Richtungs- und Transektfallen) und Bestandsentwicklung der Rote Liste-Arten (RL 0-3, R, D) im Zeitraum 2000-2002 nach Nutzungstyp (Einstufung nach Scheffler et al. 1999; Schüle & Terlutter 1998; Trautner et al. 2005; Trautner et al. 1997). Dunkel hinterlegt sind die Bundesländer in denen ein Nachweis erfolgte.	161
Tab. 32:	Regional stenotope Laufkäferarten im Weserbergland bezogen auf einzelne Biotoptypen sowie Angaben zur Ökologie und Verbreitung auf den verschiedenen Nutzungstypen. ● = regelmäßig (>2 Jahre, >5 Ind.), (●) = nur Einzeltiere.	163
Tab. 33:	Ergebnisse des LSD Post hoc-Tests zur Biomasse von <i>Br. crepitans</i> am Schmandberg (s. Abb. 72). Signifikanzniveau (p, 2-seitig): *** <0,001; * <0,05 ; (*) <0,1.	165
Tab. 34:	Relative Bewertungsrangfolge der Nutzungstypen anhand verschiedener taxozönotischer Kriterien.	179

1. Einleitung

Die moderne Landwirtschaft steht vielfach als Synonym für Biotopverlust und Artenrückgang. Weniger im Blickpunkt befindet sich die Tatsache, dass ein großer Teil der biologischen Vielfalt in Mitteleuropa auf Kulturlandschaftsbiotope konzentriert ist. Diese schützenswerten Bereiche nehmen besonders in den benachteiligten Regionen Europas noch große Flächenanteile ein (Beaufoy et al. 1995; Bignal & McCracken 2000). Die Integration des Schutzes dieser Flächen in eine nachhaltige Landwirtschaftspolitik¹ (Firbank 2005) sowie die Entwicklung von begleitenden Indikatoren (Piorr 2003) hat deshalb in staatlichen Programmen einen hohen Stellenwert (z. B. Benning 2008; Bundeskabinett 2007).

Die der Agrobiodiversität zugrunde liegenden Mechanismen sind schon seit geraumer Zeit im Fokus der ökologischen Forschung. Für die Naturschutz-Praxis ist aber v. a. die Frage nach der Nutzung von großer Bedeutung, d. h. wie der Erhalt dieser Offenlandsbiotope in Grenzertragslagen mittel- bis langfristig sichergestellt werden kann. Hier vollziehen sich derzeit radikale Veränderungen in den Rahmenbedingungen der Landwirtschaft mit möglicherweise sehr weitreichenden Konsequenzen für Naturschutz und ländlichen Raum. An erster Stelle ist hier der vom Boom des Biomasseanbaus veranlasste Intensivierungsschub zu nennen (Hofstetter & Voss 2008; Luick et al. 2008). Darüber hinaus haben die Paradigmenwechsel in der Gemeinsamen Agrarpolitik der EU (GAP) ein Tempo angenommen, das eine ausreichende Evaluation der eingeführten Veränderungen kaum noch ermöglicht (Fink-Keßler et al. 2001; Jasper 2009). Insofern sind die Auswirkungen für benachteiligte Regionen (= periphere Räume) europaweit sowie für schützenswerte Kulturlandschaften in Deutschland noch Gegenstand kontroverser Debatten (Bignal 2003; Jasper 2005; Poppinga & Hofstetter 2003). Es ist hingegen völlig unstrittig, dass mit den in der Vergangenheit praktizierten Landschaftspflegeprogrammen, in Zeiten zunehmender Verknappung öffentlicher Mittel, der Schwund hochwertiger Offenlandslebensräume nicht aufgehalten werden kann (Riecken et al. 2004).

Aus diesem Grund sind in den vergangenen Jahren verstärkt extensive Beweidungssysteme in verschiedenen Ausprägungen in den Blickpunkt des Naturschutzes geraten (Conradi & Krüger 1999; Oppermann & Luick 1999; Redecker et al. 2002; Riecken et al. 2004; Riecken et al. 2001). Der Fokus lag hierbei auf den bereits zuvor in größerer Zahl in extensiver Form im Freiland gehaltenen Weidetieren Rind und Schaf sowie in geringerem Maße Ziege und Pferd. Ein interessanter Ansatz stellt die gemeinsame Dedomestikation rückgezüchteter Wildrinder (Auerochsen) und -pferde (Koniks, Przewalski-Pferd) in z. T. sehr großflächigen Naturentwicklungsgebieten dar (Bunzel-Drüke et al. 1998; Kampf 2000; Sonnenburg & Gerken 2004).

In keinem der genannten Projekte fand das Hausschwein Berücksichtigung (Hill et al. 2000). Dies ist umso erstaunlicher, da es zu den ältesten und am weitest verbreiteten Haustieren gehört und bis zum Beginn der Industrialisierung überwiegend im Freien gehütet wurde (vgl.

¹ Hier hat der Erhalt des so genannten **High Nature Value (HNV)** Farmland bereits Einzug in aktuelle Richtlinien der EU-Kommission gehalten (ELER-Verordnung 1698/2005 vom 20.09.05).

ausführlich Kap. 2). Es muss konstatiert werden, dass das Hausschwein von der Naturschutzforschung bislang nicht als traditioneller Bestandteil der mitteleuropäischen Kulturlandschaft erkannt worden ist. Dementsprechend ist der Kenntnisstand zu den Auswirkungen der extensiven Schweinebeweidung auf die belebte Umwelt nach wie vor unzureichend (Beinlich 1998; Himmeler & Hünerfauth 1996). Dies ist insofern bedauerlich, als sich das Weidetier Schwein durch das charakteristische Wühlen von allen anderen Nutztieren unterscheidet. Gerade diese Wühltätigkeit könnte aber für den Erhalt von störungsgeprägten Lebensräumen von besonderer Bedeutung sein.

An dieser Stelle setzte das vom BMBF (Bundesministerium für Bildung und Forschung) geförderte Verbund-Projekt „Schweinefreilandhaltung im Rahmen der Landschaftspflege“ (FKZ 01 LN 0002) an, in dessen Rahmen die vorliegende Arbeit angefertigt wurde. Neben der Analyse der biotischen Auswirkungen, standen weiterhin Aspekte der Tiergesundheit, Bodenkunde, Sozioökonomie und des Schweineverhaltens im Vordergrund (Beinlich & Poschlod 2002). Zu Beginn des Forschungsvorhabens wurde bewusst entschieden, eine möglichst große Bandbreite von Standort- bzw. Biotoptypen in ganz unterschiedlichen landschaftlichen Großräumen Deutschlands zu untersuchen, um das fehlende Wissen zur Schweinebeweidung auf breiter Basis zu ergänzen.

Während für die Vegetation bereits einige wenige Arbeiten zu den Auswirkungen von Hausschweinen auf Kulturlandschaftsbiotope vorliegen (Micklich 1996; Neugebauer 2004; Vittoz & Hainard 2003; Wattendorf 2001; Zehm et al. 2004), ist die Situation für die Fauna als deutlich schlechter zu bewerten. Mit Ausnahme einiger Übersichtsarbeiten, die allerdings die spezifischen Eigenheiten des Weidetiers Schwein nicht näher behandeln (Poschlod et al. 2002; Schneider-Jacoby 1993), herrscht hier eine große Lücke. Demgegenüber existiert im angelsächsischen Raum eine Vielzahl von Arbeiten, die sich mit dem schädlichen Einfluss von (verwilderten) Hausschweinen in natürlichen Ökosystemen – zumeist auf Inseln – befassen (s. Zusammenstellung bei Wolf & Conover 2003). Auch diese Artikel beschränken sich weitgehend auf die Vegetation.

Für eine naturschutzfachliche Evaluierung des möglichen Einsatzes der Schweinefreilandhaltung in der Landschaftspflege sind allerdings Daten zur Fauna unerlässlich. Die Vielzahl an Tiergruppen mit sehr verschiedenem Indikationspotenzial macht jedoch bei dieser Bewertung eine selektive Herangehensweise erforderlich. Im Rahmen dieser Arbeit werden hierfür die Laufkäfer herangezogen, da sie besonders geeignet sind, aufgrund ihrer meist epigäischen Lebensweise die durch die Wühltätigkeit induzierten Änderungen zu dokumentieren. Sie stellen in Agrarökosystemen eine bedeutende und zahlreiche Prädatorengruppe mit wirtschaftlicher Relevanz dar (Kromp 1999; Scherney 2003). Aufgrund ihren z. T. spezifischen Habitatansprüche, die auch kleinräumige strukturelle Änderungen abbilden, finden sie vielfach als Bio-Indikatoren Verwendung (Luff 1996; Niemelä et al. 2000). Wichtige standörtlich-struktureller Parameter, die hierbei auf die Käfer wirken, sind etwa Kenngrößen des Bodens, wie Korngrößenzusammensetzung, Nährstoffverhältnisse, pH-Wert, Gehalt an organischer Substanz oder Wasser, aber auch Mikroklima und Vegetationsstruktur, u.a.m. (vgl. Thiele 1977).

Von Weidetieren, wie auch den hier betrachteten Hausschweinen, sind in dreierlei Hinsicht Auswirkungen auf diese Parameter zu erwarten:

1. Durch die Entnahme von überwiegend pflanzlicher Biomasse: Möglicherweise bestehende Fraßpräferenzen können zu erheblichen Veränderungen der Vegetationsstruktur führen. Dies wiederum würde Änderungen der mikroklimatischen Verhältnisse nach sich ziehen.
2. Durch die Umlagerung und Anreicherung von Nährstoffen: Verantwortlich hierfür sind die i.d.R. erforderliche Zufütterung und die art- bzw. rassenspezifischen räumlichen Nutzungsmuster bei der Nahrungsaufnahme sowie der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten.
3. Mechanische Veränderungen der Bodenoberfläche durch Tritt, z. B. entlang von Weidepfaden oder an regelmäßigen Fütterungsplätzen.

Extensiv im Freiland gehaltene Schweine sind in vielerlei Hinsicht ganz normale Weidetiere. So beschreiben Flegler et al. (2005) ausführlich die differenzierten Aspekte der Raumnutzung, welche zur Umlagerung von Nährstoffen führen sowie bestimmte Fraßpräferenzen. Allerdings bestehen bzgl. der Punkte 1. und 3. deutliche Unterschiede zu anderen häufig gehaltenen Haustieren, wie Rindern, Pferden, Schafen oder Ziegen, die nachfolgend kurz erläutert werden sollen:

- Schweine sind **Allesfresser** – je nach Verfügbarkeit werden auch tierische Organismen z.T. in erheblichen Mengen aufgenommen (Flegler et al. 2005; Schneider-Jacoby & Ern 1990). Betroffen sind v. a. relativ immobile Lebewesen, wie Schnecken, Muscheln oder Regenwürmer. Von Wildschweinen ist zudem bekannt, dass sie in nicht unerheblichem Maße auch Käferlarven fressen (Simon & Goebel 1999). In bestimmten Gebieten gelten sie als starke Bedrohung für den Hirschkäfer; besiedelte Baumstubben werden gezielt ausgegraben (Malten 2005). Zu der Frage, ob und in welchem Umfang Hausschweine auch Imagines bzw. Larven von Laufkäfern aufgenommen werden, liegen allerdings keine Erkenntnisse vor.
- Zum natürlichen Verhaltensrepertoire von Schweinen gehört das **Wühlen**. Es dient bei den domestizierten Tieren nicht nur dem Nahrungserwerb, sondern auch in nicht unerheblichem Maße dem Erkundungstrieb der Tiere (Flegler et al. 2005). Das Ausmaß, das diese Bodenverwundungen einnehmen können, ist nicht mit den von anderen Weidetieren verursachten Offenbodenflächen zu vergleichen. Besonders in der feuchten Jahreszeit (Herbst/Winter) brechen die Tiere bis zu 100 % der „beweideten“ Fläche komplett um (Gugic 1996; Micklich 1996). Eine weitere Eigenheit des Weidetieres Schwein ist die Anlage von Suhlen – d. h. feucht-nassen Bodenstellen zur Regulation der Körperwärme.²

² Schweine besitzen keine Schweißdrüsen und sind deswegen auf Suhlstellen unbedingt angewiesen.

Im ersten, zentralen Teil dieser Arbeit werden die Laufkäfer-Artengemeinschaften des „Lebensraums Schweineweide“ möglichst detailliert beschrieben (**Kap. 4**). Zum einen wird der räumliche Vergleich mit angrenzenden Referenzflächen (Brache, konventionell genutztes Grünland, s. Kap. 3), zum anderen die zeitliche Entwicklung betrachtet. Zudem sollen standörtlich-strukturelle Veränderungen auf den Flächen analysiert werden, deren Einfluss klar auf die Schweinebeweidung zurückzuführen ist.

Die Übertragbarkeit der Ergebnisse von zönotischen Vergleichen ist aufgrund der Einzigartigkeit der betrachteten Standorte von vornherein begrenzt (Sanderson 1994). Zudem gelten Klassifikationen der Gemeinschaften auf Basis ihrer ökologischen Ansprüche als aussagekräftiger als Vergleiche reiner Artenlisten (Whitaker 1975). Solche Klassifikationen erlauben den Einfluss von Umweltveränderungen anhand größerer ökologischer Gruppen anstelle einzelner Indikatorarten abzubilden (Willby et al. 2000). Aus diesem Grund ist in den letzten Jahren in der angewandten ökologischen Forschung oder *predictive ecology* (vgl. Ribera et al. 2001) der Trend zu erkennen, mehr die funktionellen Merkmale (hier Taxa-bezogene Merkmale, die auf Umweltfaktoren reagieren) der untersuchten Gruppen zu betrachten. Darüber hinaus eröffnet sich hierdurch die Möglichkeit, die entscheidenden Mechanismen für die beobachteten Prozesse zu erkennen. Besonders verbreitet ist die Analyse funktioneller Merkmale bzw. die Bildung von funktionellen Gruppen in der Vegetationsökologie (Gitay & Noble 1997; Kahmen 2004; Lavorel et al. 1997). Dort sind funktionelle Gruppen durch die Konzepte von Grime (1974; 1977) und Raunkiaer (1934) bereits seit langem eingeführt.

Demgegenüber sind vergleichbare Ansätze in der tierökologischen Forschung meist viel jüngeren Datums (Abernethy et al. 1996; Speight & Castella 2001) und überwiegend noch weit von einer generellen Anwendung entfernt. Auch die ökologisch gut charakterisierte Gruppe der Laufkäfer bildet hierbei keine Ausnahme. Dies ist insofern bemerkenswert, als bei den Laufkäfern die funktionelle Bedeutung von Entwicklungstypus (Larsson 1939) und Flugfähigkeit (Lindroth 1945; 1949) schon lange bekannt sind. Unter Berücksichtigung zahlreicher funktions-morphologischer Merkmale und anderer *life-history traits* ermittelten erstmals Cole et al. (2002) 7 funktionelle Gruppen, die in erster Linie von der Körpergröße, Nahrung und dem diurnalen Aktivitätsrhythmus charakterisiert werden.

Der zweite Teil der Arbeit analysiert in Abhängigkeit vom Management die funktionellen Merkmale der Laufkäferzönosen (**Kap. 5**). Hierdurch besteht evtl. die Möglichkeit, obgleich die einzelnen Standorte sehr heterogen sind, gemeinsame Reaktionsmuster für störungsgeprägte Kulturlandschaftsbiotope herauszuarbeiten.

Der dritte und letzte Teil der Arbeit befasst sich mit dem „Lebensraum Schweineweide“ im landschaftlichen Kontext sowie der naturschutzfachlichen Bewertung dieser Managementmaßnahme. Aufgrund der großen historischen Relevanz der Schweinefreilandhaltung (Kap. 2) ist von Interesse, welche Bedeutung dieser Biotop- und Nutzungstyp in der Kulturlandschaft besaß. Aus Sicht der Fauna betrachtet mündet das in der Frage: Besitzen Schweineweiden eher die Charakteristika von Grünland, Äckern oder sind sie komplett eigenständig bzw. welche der Laufkäferarten eines Landschaftsausschnitts sind überhaupt in der Lage, dauerhaft die beweideten Flächen zu nutzen?

Gerade in extremen Lebensräumen, mit einem hohen Anteil an spezialisierten Arten, existieren Arbeiten über sehr kleinräumige Unterschiede in der Carabiden-Besiedlung (Bonn & Kleinwächter 1999; Harry et al. 2005; Meißner 1998). Demgegenüber fehlt für die „durchschnittliche“ Kulturlandschaft eine Betrachtung, inwieweit einzelne Störungs-*Patches* im Grünland eine Bedeutung für bestimmte Arten aufweisen. Auch auf größerem räumlichen Maßstab sind für Laufkäfer in der Agrarlandschaft Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Biotoptypen sowie Austauschbeziehungen über Biotopgrenzen hinweg beschrieben (Duelli et al. 1990b; Frampton et al. 1995; French & Elliott 1999; Knaust 1991; Riecken 2000). Standorte, die auch nur ansatzweise mit Schweineweiden vergleichbar wären, wurden in diesen Arbeiten jedoch nicht betrachtet. Für das Verständnis von Extinktions- und Neubesiedlungsereignissen, welche die Artengemeinschaften in der Agrarlandschaft wesentlich beeinflussen, sind solche Betrachtungen aber unerlässlich (Dauber & Purtauf 2005).

Für eine naturschutzfachliche Bewertung der extensiven Schweinefreilandhaltung aus Sicht der Landschaftspflege ist eine alleinige Berücksichtigung von zönotischen Parametern, wie Artenzahl oder Diversität, unzureichend. Vielmehr sollten auch wertbestimmende – also gefährdete, seltene oder indikatorisch bedeutsame – Laufkäferarten in die Betrachtung eingestellt werden (Riecken & Schröder 2002). Neben der Ebene der Arten und Gemeinschaften, können sich naturschutzrelevante Unterschiede auch auf der Ebene der Populationen, z. B. in der Fitness des einzelnen Käfers, widerspiegeln. Als geeignet zur vergleichenden Bewertung hat sich die Biomasse der Tiere erwiesen, da sie direkt mit dem möglichen Investment in die Reproduktion korreliert ist (Büchs 2001).

Aus den dargelegten Gründen wird im Abschlussteil der Arbeit (**Kap. 6**) zum einen mit Hilfe von Transektuntersuchungen und Richtungsfallen eine landschaftsökologische Analyse durchgeführt, zum anderen der Frage nachgegangen, ob und inwieweit dem wichtigsten Charakteristikum dieses Lebensraums – der „Wühlstelle“ mit ihren verschiedenen Mikrohabitaten – eine Funktion für bestimmte Laufkäferarten zugeschrieben werden kann (Mikrofallen). Abschließend erfolgt eine vergleichende Analyse der naturschutzfachlichen Wertigkeit der Nutzungstypen sowie für ausgewählte Arten hinsichtlich ihrer individuellen Fitness.

Folgende Fragestellungen stehen im Vordergrund der Arbeit:

1. Wie verändert Schweinebeweidung die Laufkäfergemeinschaften unterschiedlicher Grünlandstandorte (räumlich / zeitlich)? Welchen Einfluss hat hierbei das spezifische Weide-/Wühlverhalten der Schweine (Stichwort: Rohboden)? >> 4.2-3
2. Werden bestimmte funktionelle Merkmale der Laufkäfer auf Schweineweiden gefördert? Bewirkt der dynamische Nutzungstyp eine Änderung bei der Verteilung der Flügelausbildung dimorpher Arten (Neueinwanderung)? >> 5.2-3
3. Welche Bedeutung kommt dem Lebensraum Schweineweide im landschaftlichen Kontext zu? Wie sind die Störstellen einzuschätzen? >> 6.2-4
4. Wie ist die Schweinefreilandhaltung aus naturschutzfachlicher Sicht zu bewerten (z. B. hinsichtlich des Weidemanagements)? >> 6.5

2. Geschichte der Schweinehaltung in Mitteleuropa

Vor- und Frühzeit

Schweine dürften zu den am frühesten domestizierten Haustieren zählen. Belege aus Vorderasien existieren bereits aus der ersten Hälfte des 8. Jtsd. v. Chr. (Benecke 1994). In Mitteleuropa sind Hausschweine etwa seit dem 5. Jtsd. v. Chr. bekannt (Dannenberg 1990). In den meisten vor- und frühgeschichtlichen Kulturen nahm das Schwein in der Fleischerzeugung den ersten Platz ein. Knochenfunde aus Mesopotamien belegen, dass Schweine zusammen mit Schafen und Ziegen weitaus häufiger als Rinder gehalten wurden (Hilzheimer 1934, zit. in ten Cate 1972). Im alten Ägypten diente das Schwein außer zur Fleischerzeugung auch zum Festtreten des Saatgutes auf den Feldern. In den Werken Homers finden sich ausführliche Hinweise zur Schweinehaltung mit Eichelmast und Herdengrößen von über 1.000 Tieren (ten Cate 1972). Bei den Römern setzte sich diese Tradition fort, insbesondere in Gallien und Norditalien war die Schweinehaltung verbreitet und diente zur Versorgung Roms. Mit Diocletian (243-316 n. Chr.) gelangte sogar ein ehemaliger Schweinehirt auf den Kaiserthron (Freedman 1951, zit. in ten Cate 1972).

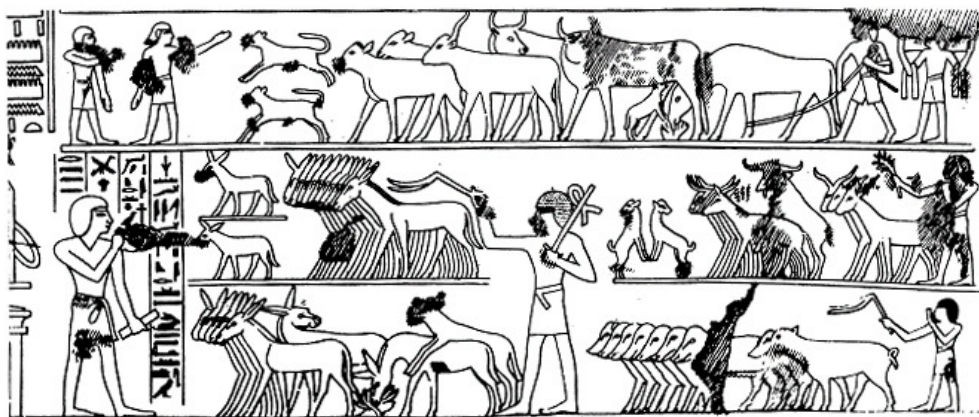


Bild 2. Der Ha-Prinz Paheri zählt die königlichen Viehherden. Unten rechts die Schweineherde. (1450 vor Chr.)

Abb. 1: Schweinefreilandhaltung im alten Ägypten (aus ten Cate 1972).

Auch bei den Kelten und Germanen besaß die Schweinehaltung einen großen Stellenwert, denn aufgrund der hohen Fruchtbarkeit und der unproblematischen Aufzucht stellten Hausschweine eine sichere Nahrungsquelle und -reserve dar, wobei neben dem Fleisch auch das Fett der Tiere von großem Interesse war. Darüber hinaus ermöglichten Schweine als Allesfresser eine sinnvolle Verwertung der häuslichen Abfälle (Dannenberg 1990). Nicht ohne Grund galt das Schwein bei den Germanen als Symbol für Ernte- und Kindersegen und hatte bei den Kelten eine große Bedeutung in Mythologie und Religion (ten Cate 1972).

Eine Schweineherde bestand bei den Germanen gewöhnlich aus 25-30 Tieren mit 1-2 Ebern, die von Hirten beaufsichtigt wurde. Die Leitschweine, meist alte, erfahrene Tiere, trugen Glocken um den Hals, damit sich der Aufenthaltsort der Herde im Wald leichter feststellen ließ (Benecke 1994). Akustische Signale aus dem Horn des Hirten stellten den

Zusammenhalt der Herde sicher. Die Bedeutung der Signale erlernten die Schweine aufgrund ihres ausgezeichneten Lern- und Reaktionsvermögen schnell.

Diese Form der Haltung hat sich anscheinend gut bewährt, denn sie wurde bis in die Neuzeit hinein praktiziert. Aus alten Aufzeichnungen und Abbildungen kann entnommen werden, dass in späteren Zeiten auch Hütehunde zur Beaufsichtigung der Herden eingesetzt wurden (Freytag 1859-1865, zit. in Dannenberg 1990). Dass die Schweinehude nicht den Männern vorbehalten war, belegt die Existenz mehrerer weiblicher Hirten in den Niederlanden im 17.-18. Jhdt. (Brouwers 1964, zit. in ten Cate 1972).

Auch im christlichen Brauchtum haben Schweine eine gewisse Bedeutung erlangt. Dieses äußert sich in der Verehrung verschiedener „Schweine-Heiliger“ in weiten Teilen Europas. Neben den vier überregional bekannten St. Antonius-Abt, St. Blasius, St. Leonhard und St. Wendelinus existieren noch 61 weitere lokal verehrte Schutzpatrone des Schweins (ten Cate 1972). Der bedeutendste „Schweine-Heilige“ ist zweifellos St. Antonius-Abt, dessen Beistand von der Bretagne bis Estland und von Flandern bis Italien erbeten wurde. Auf Wallfahrten wurden ihm Schweinsköpfe, -füße, -ohren, Schmalz oder Spanferkel geopfert. Nach ihm ist auch das Antonius-Feuer benannt, eine gleichermaßen für Mensch und Schwein gefährliche Infektionskrankheit, die mit Heilpflanzen wie Saurank (*Scrophularia nodosa*) und Schweinekraut (*Epilobium angustifolium*) behandelt wurde. Das seuchenartige Auftreten führte zur Gründung des Antoniter-Ordens im 11. Jhdt., einer Bruderschaft zur Pflege der Kranken. Dieser Orden besaß das Privileg, in den Städten ihre Schweine frei umher laufen zu lassen, wobei sie durch Glöckchen an den Ohren kenntlich gemacht waren. Das Stehlen dieser Schweine war bei strenger Strafe verboten und sollte darüber hinaus noch Unglück bringen. Die Abschaffung dieses Privilegs erfolgte im Verlauf des 15. Jhdt. – es hielt sich in einzelnen Regionen aber noch bis zu 200 Jahre länger (ten Cate 1972).

Waldweide und Waldmast

Bis ins Mittelalter dürfte in weiten Teilen Europas die Waldweide die wichtigste Form der Schweinehaltung gewesen sein (Benecke 1994; Dannenberg 1990; Rösener 1991; ten Cate 1972). Im Herbst wurden zur Eichelmast bevorzugt die damals weit verbreiteten Mittelwälder aufgesucht, zu den übrigen Zeiten trieb man die Tiere in die Randbereiche der Niederwälder (Bonn & Poschlod 1998). In Gebieten mit günstigen klimatischen Voraussetzungen wurden die Tiere dabei das ganze Jahr über im Freiland gehalten.

Welch große wirtschaftliche Bedeutung die Waldweide, insbesondere die im Herbst durchgeführte Mast mit Eicheln und Bucheckern, in der Vergangenheit besaß, verdeutlichen folgende Zahlen: Ende des 16. Jahrhunderts wurden im Solling rund 15.000 Schweine gemästet, im Reinhardswald sollen es bis zu 20.000 Tiere gewesen sein (Hamm 1976). Der 60 km² große Lushardwald bei Bruchsal bot in guten Mastjahren ebenfalls bis zu 20.000 Schweinen ausreichend Futter (Plochmann 1979). In den Fürstentümern Wolfenbüttel und Calenberg wurden 1598 über 30.000 zur Mast berechnigte Schweine gezählt. Das Bistum Münster soll im 17. Jahrhundert jeden Monat über 100.000 Kronen an der Mast verdient haben (Evelyn 1662, zit. in ten Cate 1972). Aufgrund der zunehmenden Knappheit der geeigneten Flächen und der deshalb hohen Mastpreise mussten im Mittelalter und in der Neuzeit die Schweine-

herden Distanzen von bis zu 100 km zurücklegen, um günstige Wälder zu finden (Bonn & Poschlod 1998). Es verwundert somit nicht, wenn in vergangenen Zeiten der Wert des Waldes nicht nach den Holzvorräten, sondern anhand der Zahl dort zu mästender Schweine ermittelt wurde.

Aber nicht nur die Wälder, sondern auch kleinere Baumbestände waren als Einnahmequelle von großer Bedeutung. So führt der englische Autor Evelyn aus (1662, zit. in ten Cate 1972):

„Was diese Eichelmast in Westfalen (ein kleines und elendes Land in Deutschland) den Prinzen (von Hannover) einbringt, ist eine nicht zu unterschätzende Summe Geldes. In diesem verarmten Gebiet pflanzt jeder Bauer, nach alter Tradition, so viele Eichenbäume rundum seinen Hof, dass die Schweine sich davon ernähren können....“

In Deutschland war die Waldmast von Schweinen vor allem in Westfalen, im Raum Hannover, in Mecklenburg, in Pommern, in der Kurmark und in Bayern verbreitet (Schmidt 1953, zit. in ten Cate 1972). Belege hierfür reichen weit zurück: So erhält der Bischof von Münster im 8. Jhdt. n. Chr. die Weiderechte für 430 Schweine in einem Wald bei Billerbeck (verm. Kreis Coesfeld), das Kloster Lorch im Jahre 863 für 1.000 Schweine. Um 1350 wurde für den Arnsberger Wald die Eichelmast ebenfalls rechtlich verbrieft. Ähnliche Dokumente existieren aus der hessischen Wetterau (Selbolder Mark um 1366, Büdinger Reichswald um 1380) und aus dem Schwarzwald (Rastatt um 1370). Aus einem Verzeichnis des Hauses Stoltzenaw in Braunschweig lässt sich ersehen, dass sie 1583 insgesamt 2.400 Schweine in 19 verschiedenen Hutewäldern mästeten (ten Cate 1972). Viele der damaligen Städte waren im Besitz eigener Schweineherden bzw. Hirten oder stellten den Bürgern Hudeflächen zur Verfügung. Entsprechende Hinweise finden sich in den Chroniken von Braunschweig (1292), Koblenz (1365 und 1469), Minden (1365) und Hannover (1480). In der Stadt Geseke (Kreis Paderborn) wurden zur Mastzeit zwei „Spende-Schweine“ für die Armen mitgetrieben und zur „Benediktion des Holzes“ durften die Mönche ein Schwein umsonst mästen (Lappe 1908, zit. in ten Cate 1972). Auch vom Niederrhein aus dem deutsch-niederländischen Grenzgebiet liegen Belege zur Waldmast vor: Z. B. durfte der Graf von Cleve im 13. Jhdt. 1.200 Schweine im Niederreichswald in der Zeit ‚vom Fest des Hl. Lambertus bis zum darauffolgenden Fest der Geburt des Herrn‘ mästen (ten Cate 1972).

1665 wurden im 18.000 Morgen großen Oberwald in der Grafschaft Hoya 8.000 Schweine gefeistet (Hamm 1976). Eine lange Tradition als Hudewald weist auch der Solling auf. Im 16. Jhdt. schwanken die Zahlen der eingetriebenen Schweine zwischen 6.000 und 15.000. Hamm (1976) berichtet, dass 1735 neben fast 6.000 Schweinen auch 4.500 Rinder, 13.500 Schafe und 450 Pferde in den Solling getrieben wurden und für erhebliche Verbissschäden sorgten. Für die Stadt Uslar ist die Eichelmast sogar noch aus der Zeit des 1. Weltkriegs beschrieben (ten Cate 1972).

Die Ausmast der Schweine im Wald

Die Eichelmast begann zumeist Ende September und dauerte 8-14 Wochen, wobei es je nach Eichelangebot zu größeren Schwankungen kommen konnte. In England wird als Mastbeginn regelmäßig der St. Michaelstag (29. September) genannt, genau wie im „Oeco-

nomia“ des Johannes Colerus (1599). Evelyn (1662, zit. in ten Cate 1972) erwähnt als frühesten Termin Ende August, betont jedoch, dass die Eicheln ausgereift sein müssen, da ansonsten das Fett sich verflüssigt und Vergiftungsgefahr für das Schwein bestünde. Bei einer täglichen Ration von 9 l Eicheln ist mit einer Gewichtszunahme von einem Pfund pro Tag zu rechnen. Allerdings kommt es zu solch günstigen Ergebnissen nur bei ausreichender Verfügbarkeit von Trinkwasser – ein Zusammenhang auf den schon Homer hinwies.

Lappe (1908, zit. in ten Cate 1972) hat für die westfälischen Gemeinden Stockhausen, Stalpe und Volmede im Zeitraum 1687-1822 die genauen Termine der Eichelmast einiger Jahre zusammengetragen. Hiernach schwankte der Beginn zwischen 24.09. und 05.11., das Ende zwischen 09.11. und 07.01., die Dauer zwischen 13 und 68 Tagen. In dieser Region wurde zwischen „voller Mast“, „ziemlich guter Mast“, „ansehnlicher Mast“, „einiger Mast“ und der eher kargen „Springmast“ unterschieden. In besonders guten Jahren konnte nach der „Hauptmast“ noch eine „Nachmast“ erfolgen.



Abb. 2: Spätmittelalterliche Darstellung der Eichelmast (aus ten Cate 1972).

Die Anzahl der einzutreibenden Schweine, der sogenannte „Anschlag“, wurde zu Beginn der Eichelreife durch Forstbeamte oder Gutsverwalter festgestellt. Aus dem Hochstift Paderborn ist bekannt, dass im 17. und 18. Jhdt. die Forstbeamten es aus Eigennutz mit der Gründlichkeit nicht so genau nahmen (Amedick 1909, zit. in ten Cate 1972):

„Über den im Paderborner Beamtentum herrschenden Geist ist, soweit das Forsttum in Frage kommt, nicht viel Lobenswertes zu sagen. Betrachtet man das Tun und Treiben der Beamte, so gewinnt man den Eindruck, dass sie die Erledigung der Forstgeschäfte mehr als ein nutzbringendes Recht als eine Pflicht ansahen. Von der Neigung, die bischöflichen Wälder für eine willkommene Quelle der eigenen Bereicherung zu halten, scheinen sogar Mitglieder der Hofkammer nicht frei gewesen zu sein.“

Die gängige Vorgehensweise im Bistum Paderborn war, im Anschluss an die „Anschlag-Bestimmung“, die Mast zu verpachten. Die hudeberechtigten Gemeinden waren zumeist zwingend auf die Mast angewiesen und bezahlten die geforderte Summe. War dies nicht der Fall, kam es zur Versteigerung der Mast. Nur in seltenen Fällen führten die Waldbesitzer die Mast auf eigene Kosten durch – dann musste für jedes zu beaufsichtigende Tier eine bestimmte Geldsumme entrichtet werden. Die Einnahmen aus der Verpachtung der Mast schwankten sehr stark, in guten Jahren übertrafen sie die des Holzeinschlags um das dreibis vierfache (ten Cate 1972).

Zur besseren Überwachung hatten die Förster die Schweinezahlen regelmäßig zu kontrollieren und die Tiere waren mit Brandzeichen zu versehen, wie bereits im Raesfelder (um 1575) und Nortrupper Markrecht (1577) (beide Westfalen) festgehalten war. Die Hude durfte nur

von offiziellen Schweinehirten durchgeführt werden, zu groß war die Gefahr von Flurschäden. Die Hirten wurden dafür abwechselnd von der Dorfgemeinschaft versorgt.

Die Gesetzgeber sahen sich immer mehr gezwungen, eine Vielzahl von Geboten und Verordnungen zum Schutz des zunehmend degradierten Waldes zu treffen. So wurde im Niederreichswald von Kleve im Jahre 1571 die Beweidung in Bereichen, die noch keine 5 Jahre alt waren, untersagt. Zusätzlich mussten alle Tiere Glocken tragen und das Sammeln von Eicheln und Bucheckern wurde reglementiert (ten Cate 1972). Die Holzordnung des Fürstentums Paderborn von 1699 schreibt vor, dass in guten Eicheljahren max. ein Achtel des Waldes „in Heinigung“ genommen, d. h. von der Mast ausgespart, werden konnte. Ein größerer Prozentsatz wäre zwar wünschenswert, aber aufgrund des enormen Nutzungsdrucks nicht durchführbar gewesen. 1773 wird dort die Waldweide für Ziegen verboten, im benachbarten Corvey (Kreis Höxter) erfolgte dies bereits 1688, wobei für arme Leute Ausnahmen zugelassen wurden (ten Cate 1972).

Das Ende der Waldweide

Als Folge der immer weiter um sich greifenden Waldrodungen im Mittelalter und der Neuzeit wurde die bäuerliche Schweinehaltung zunehmend erschwert, da die Waldweide als wesentliche wirtschaftliche Grundlage in vielen Gebieten nicht mehr ausreichend zur Verfügung stand. Dies hatte eine deutliche Verringerung der Schweinebestände in Mitteleuropa zur Folge (Dannenberger 1990). Katastrophale Auswirkungen hatte zudem der 30-jährige Krieg, da Schweine eine bevorzugte Beute der plündernden Soldaten darstellten. So sank im Osnabrücker Land der Bestand um 80 % (ten Cate 1972).

Als Folge der Waldvernichtung wurde in immer größerem Umfang Grünland und Ödland auf Allmenden durch Schweine beweidet. Als Standorte der Schweineweiden wurden bevorzugt feuchte Bereiche (nasses Auengrünland, Sümpfe) ausgewählt (Himmler & Hünerfauth 1996). Keck (1927) berichtet über die Schweinehude des Dorfes Bredenborn im Kreis Höxter, dass ihr die gleiche Bedeutung zukomme wie der Rinderhude. Der Schweinehirt (= Schwähn) nutzte neben den Wäldern vor allem das sumpfige Gelände als Weide, da dort keine Flurschäden zu erwarten seien. Nach der Ernte wurden die Schweine zur „Nachernte“ auf die Stoppeläcker getrieben. Sie standen in der Hierarchie aber hinter Rindern, Kühen und Schafen, die zuvor die Stoppeln beweideten. Nach den Schweinen suchten noch Gänse die letzten Erntereste auf. Die Nutzung der Brach- und Stoppeläcker war für viele Regionen typisch. Zunehmend wurden auch alternative Futterquellen, wie Abfälle, Kleie oder Spülicht aus Schnapsbrennereien zur Mast eingesetzt (ten Cate 1972).

Mit der rechtlichen Abschaffung der Waldweide und der Auflösung der Allmenden wurde im 19. Jhdt. der Schweinehut in Mitteleuropa endgültig die Existenzgrundlage entzogen. Die letzten Berichte über die traditionelle Waldmast im deutschen Raum finden sich aus dem Jahre 1856 in der Gegend von Bad Bentheim am Niederrhein. In den belgischen Ardennen trieb man die letzten Herden Anfang des 20. Jhdt. zur Waldmast (ten Cate 1972). Seitdem ist die traditionelle Schweinehaltung im Wald im Wesentlichen auf Spanien, Teile des östlichen Europas (z. B. Ungarn) sowie den Balkan beschränkt.



Abb. 3:
Deutschlands
„letzter Schweine-
hirt“ (aus ten Cate
1972).

Bild 116. Der Hirt Ernst Schmidt mit der Sachsenhäuser Schweineherde, 1964.

Eine kurze Renaissance erhielt die Freilandhaltung während des 1. Weltkrieges, als mit ministeriellem Erlass die Waldweide gebilligt wurde. Allein im Regierungsbezirk Trier meldeten sich 350 Gemeinden, die diese Möglichkeit nutzen wollten.

Die im 19. Jhdt. eingeführten intensiveren Verfahren des Ackerbaus mit höheren Erträgen waren die Voraussetzung für die Aufstallung der Tiere, welche wiederum die Grundlage für eine intensive Fütterung und schnellere Mästung der Schweine darstellt (Dannenberg 1990). Nur Muttersauen und Zuchteber wurden bis in die 1960er Jahre noch in größerem Umfang auf – i.d.R. kleinflächigen – Schweinekoppeln gehalten. In die gleiche Zeit fallen auch die letzten bekannten Vorkommen von Schweineherden in Deutschland in den Dörfern Netze und Sachsenhausen (Kreis Waldeck-Frankenberg, Hessen) (ten Cate 1972). Mit der extensiven Schweinefreilandhaltung verschwanden auch die alten Schweinerassen, die aufgrund ihrer robusten Konstitution bestens an die Bedingungen der Weidehaltung angepasst waren, wie z. B. in den 1970er Jahren die letzten Exemplare des Deutschen Weideschweins.

Erst in der jüngeren Vergangenheit trifft man – besonders in den atlantisch geprägten Klimaten Europas, wie Dänemark oder Großbritannien – vermehrt Schweine im Freiland an (z. B. Przybilla 1996; Redel 1995; Stark et al. 1990). Diese intensiven Haltungen verzichten auf teure Stallanlagen und erfolgen i.d.R. auf Ackerflächen. Durch hohe Besatzdichten und Zufütterung ergeben sich hier allerdings keine positiven Auswirkungen auf die belebte Umwelt (Pfeiler 1999).

Wie dieser historische Rückblick zur Geschichte der Schweinehaltung verdeutlicht, ist die Stallhaltung eine äußerst junge Entwicklung. Über viele tausend Jahre prägten weidende und wühlende Schweine, sei es in den feuchten Niederungen oder im herbstlichen Wald, die Landschaft. Insofern sind die Voraussetzungen für das Projekt günstig, dass eine in der Zwischenzeit verlorene dynamische Komponente der Agrarlandschaft zumindest exemplarisch wiederhergestellt werden kann.

3. Untersuchungsgebiete

Der empirische Teil der vorliegenden Dissertation beginnt mit der Vorstellung der vier Untersuchungsgebiete (= UG). Die verwendeten Methoden werden jeweils am Anfang der drei Ergebniskapitel (Kap. 4 bis 6) beschrieben.

Im Rahmen des Projekts wurden Schweineweiden in vier verschiedenen UG eingerichtet (vgl. Abb. 4). An den Standorten Lenzen, Bellersen-Schmandberg und Tieringen erfolgte die Anlage der Weiden im Sommer/Herbst 1999. Der Standort Bellersen-Bruchtaue war bereits ein Jahr früher eingerichtet worden. In die Untersuchung wurden auch direkt angrenzende und standörtlich gut vergleichbare Referenzflächen einbezogen. Diese beinhalteten an allen Standorten eine Brache. An den Standorten Lenzen, Bruchtaue und Tieringen wurden zudem konventionell genutzte Flächen (Wiesen, Weiden) mit beprobt (vgl. Kap. 3.2).

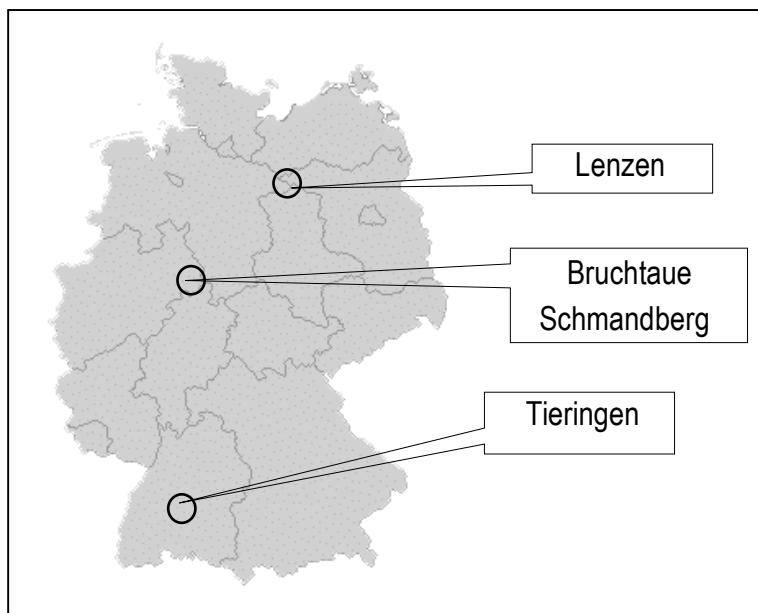


Abb. 4:
Lage der Untersuchungsgebiete.

3.1 Standorte

Im Folgenden werden die Untersuchungsflächen hinsichtlich Lage, standörtlicher Parameter, Klima und Vornutzung tabellarisch charakterisiert (vgl. Tab. 1). Die Vegetation wird im Anschluss daran textlich beschrieben. Die Angaben zur Geologie, Boden und Vegetation entstammen im Wesentlichen den anderen Teilprojekten des Forschungsverbunds.

Tab. 1: Charakterisierung der Untersuchungsstandorte (Angaben z.T. aus Beinlich & Poschlod 2005; Jahn et al. 2005; Neugebauer 2004, verändert).

		Bruchtaue	Schmandberg	Lenzen	Tieringen
Lage	Bundesland	Nordrhein-Westfalen	Nordrhein-Westfalen	Brandenburg	Baden-Württemberg
	Kreis	Höxter	Höxter	Prignitz	Zollernalbkreis
	Gemeinde	Brakel	Brakel	Lenzen	Balingen
	Ortsteil	Bellersen	Bellersen	Lenzen	Tieringen

		Bruchtaue	Schmandberg	Lenzen	Tieringen
	Lage	Nordöstlicher Ortsrand	Ca. 1 km südlich der Ortslage am westlichen Talrand	Direkt hinter dem Elbdeich, ca. 4 km südlich der Ortslage	Nördlich der Ortslage auf der Hochfläche („Am Berghof“)
Landnutzung	Flächengröße	1,9 ha	2,3 ha	3,9 ha	1,8 ha
	Anzahl Teilflächen ³	(2)	2	2	1
	Nutzung vor Projektbeginn	Pferde- / Schafweide, z.T. Acker	Ackerbrache (ca. 5 Jahre alt), unregelmäßige Schafbeweidung	extensive Mahd (ab 15.06.) sowie Nachbeweidung (Rind, Schaf)	Rinderweide, z.T. aufgedüngt
Phys. Geographie	Naturraum	Weserbergland	Weserbergland	Elbtalaue	Südliche Schwäbische Alb
	Geogr. Lage	N 51°46'40" O 9°11'50"	N 51°45'39" O 9°10'40"	N 53°03'11" O 11°30'11"	N 48°12'30" O 8°52'00"
	Höhe ü. NN	170-180	185-205	18	910-940
	Exposition	Nordwest	Süd	keine	Südwest
	Neigung	0 bis 18 %	10 bis 15 %	0 %	bis 20 %
	Geologie	Auelehme, Schotter, Löß	Unterer Muschelkalk mit Terebratellbänken	Auensedimente	Oberer Jura, Kimmeridge-Mergel und Oxford-Kalksteine
	Boden	<u>Aue</u> : Vega-Gley bis Normvega aus schluffig-lehmigen über sandig-kiesigen Auensedimenten <u>Hang</u> : s. Jahn et al. (2005)	Rendzinen bis Terra fusca Rendzina, Kolluvisol aus Muschelkalk-Kalksteinen (+Löß)	Auengley bis Brauneisengley aus Auenlehm über Auensand u. -ton; randlich Regosol über Auengley und Brauneisengley	(Braunerde-)Rendzinen, Terrafusca-Rendzinen aus Mergelkalken und Kalken
Klima	Niederschlag (pro Jahr)	700 mm	700 mm	600 mm	850 mm
	Temperatur (Jahresmittel)	8,6 °C	8,6 °C	8,8 °C	6,2 °C

Bruchtaue

Bei der Bruchtaue handelt es sich um ein längliches Stück Bachauengrünland im Überschwemmungsbereich des gleichnamigen Baches. Zusätzlich sind noch Teile der steilen Talflanken (bis 18 % Neigung) in den Flächen enthalten. Die Brucht durchfließt das Weserbergland von Nord nach Süd und entwässert bei Brakel in die Nethe (Einzugsgebiet der Weser). Die Schweineweide wurde am nordöstlichen Rand der Ortschaft Bellersen angelegt.

Die Vegetation in der Aue wird zum Zeitpunkt der Errichtung der Schweineweide von Fingerkraut-Quecken-Flutrasen (*Agropyro-Rumicion*) sowie Weidelgrasweiden (*Lolio-Cynosuretum* mit Anklängen an *Agropyro-Rumicion*) bestimmt. Im Verlauf der Untersuchung kommt es zur Ausbildung zeitlich-räumlich variabler Dominanzgesellschaften, z. B. aus Brennessel (*Urtica dioica*), Ackerkratzdistel (*Cirsium arvense*) und Stumpfpflättrigem Ampfer (*Rumex obtusifolius*) (Linhard et al. 2005). In den Hangbereichen sind Weidelgrasweiden (*Lolio-Cynosuretum cristati*) dominant (Neugebauer 2004). Das Ufer der Brucht wird von Hybridpappeln (*Populus sp.*) und Weiden (*Salix sp.*) gesäumt – diese Bereiche sind den Schweinen nicht zugänglich.

³ Angaben in Klammern erfolgten wenn zwar nur eine Schweineweide vorhanden war, diese aufgrund von standörtlicher Heterogenität für die Laufkäfererfassung allerdings in mehrere Teilflächen unterteilt wurde.

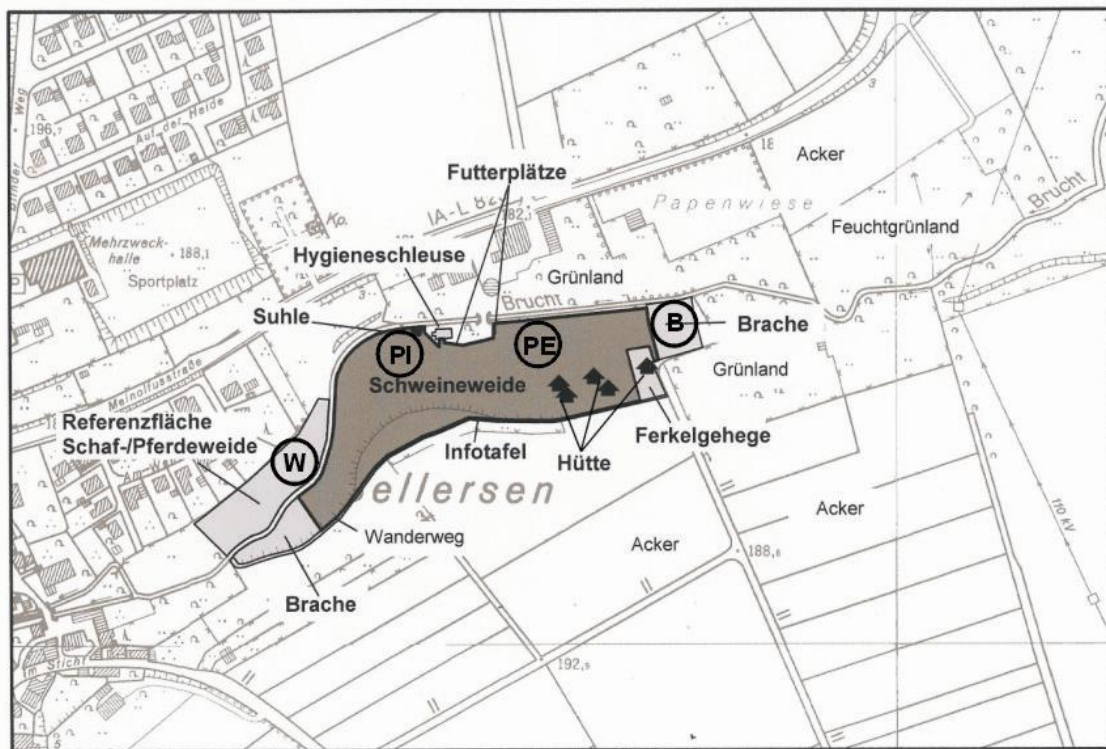


Abb. 5: Überblick über das UG Bellersen-Bruchtaue (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (W) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.

Die Referenzbrache ist ca. 0,3 ha groß und liegt am östlichen Ende der Schweineweide. Die konventionell genutzte Weidefläche (Größe 0,6 ha) befindet sich auf der anderen Bachseite etwas weiter westlich und grenzt direkt an die Bebauung von Bellersen. Im Jahr 2000 erfolgte dort noch eine periodische Beweidung mit Schafen. In den Folgejahren wurde die Fläche mit jeweils 2 Pferden beweidet. Das Grünland ist ebenfalls den Flutrasen des Agropyrum-Rumicion zuzurechnen (Linhart et al. 2005).

In der Vergangenheit dienten auch die Schweineflächen als Pferde- bzw. Schafweiden. Eine kleine Teilfläche wurde als Acker genutzt. Das nähere Umfeld v. a. in südliche Richtung wird von ausgedehnten Ackerflächen eingenommen, in der Aue ist überwiegend Grünland (kleinflächig Obstwiesen) anzutreffen. Vereinzelt finden sich weg- oder bachbegleitende Gehölzbestände bzw. Hecken.

Schmandberg

Zusammen mit der Bruchtaue bildet der Standort Schmandberg das UG Bellersen. Es handelt sich um einen brachgefallenen Ackerstandort. Als Referenzbrache dient eine westlich angrenzende Fläche (Größe ca. 2,0 ha). Dies entspricht der „konventionellen Nutzung“ des brachgefallenen Grenzertragsstandortes – weitere Referenzflächen finden sich demzu-

folge nicht. Im näheren Umfeld kommen Rinderweiden (z.T. mit Streuobst), Hecken und Baumreihen, Äcker und ein Kiefernwald mit kleinen Magerrasenrelikten vor. Direkt südlich grenzt ein Wildacker an die Untersuchungsflächen an.

Eine pflanzensoziologische Einordnung wird durch die frühere Ackernutzung und die seit Beginn der 1990er Jahre ablaufende Sukzession erschwert. So ist heute ein Mosaik von Brache- und Dominanzstadien anzutreffen, welches durch die Beweidung noch weiter gefördert wurde (Linhard et al. 2005). Während besonders im Kuppenbereich lockere Verbuchungsbestände des Eingriffeligen Weißdorns (*Crataegus monogyna* agg.) mit einer Höhe von ca. 1 m vorherrschen, finden sich andernorts blütenreiche Fazies mit Wilder Möhre (*Daucus carota*), Löwenzahn (*Taraxacum officinale* agg.) oder Wildem Majoran (*Oreganum vulgare*). Randlich sind auch Dominanzbestände mit Gräsern, wie Goldhafer (*Trisetum flavescens*), Knäuelgras (*Dactylis glomerata*) oder Breitblättrigem Rispengras (*Poa angustifolia*), vorhanden (Neugebauer 2004). An den Hangkanten sind z.T. auch flächige Gehölzbestände aus Weißdorn oder Pflaume (*Prunus domestica*) ausgebildet.

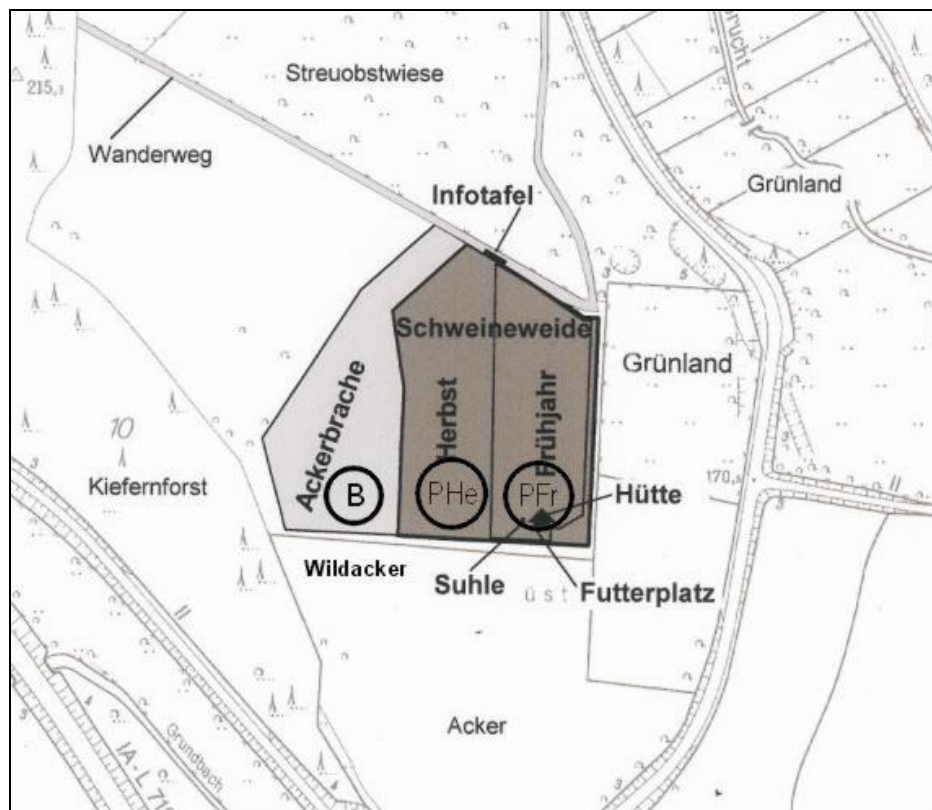


Abb. 6: Übersicht über das UG Bellersen-Schmandberg (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (B) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.

Lenzen

Der Standort Lenzen liegt im brandenburgischen Teil der Elbaue (Lkr. Prignitz). Die nächsten Orte sind Gandow (ca. 3 km nördlich) und Lenzen (ca. 5 km nordwestlich). Naturräumlich zählt das UG zum Norddeutschen Tiefland. Die Flächen liegen direkt hinter dem Elbdeich,

wodurch ein deutlicher Qualmwassereinfluss auf den Flächen besteht. Im Winterhalbjahr können sie auch völlig unter Wasser stehen. Eine besondere Situation ergab sich durch die Jahrhundertflut im August 2002 – auch zu diesem Zeitpunkt waren weite Teile der Aue überschwemmt.

Die Untersuchungsflächen sind frei von Gehölzen. Allerdings wurden im Rahmen einer geplanten Deichrückverlegung in größerem Umfang lineare Auwaldneuanpflanzungen vorgenommen (s.u.), welche z.T. an die Untersuchungsgebiete heranreichen.

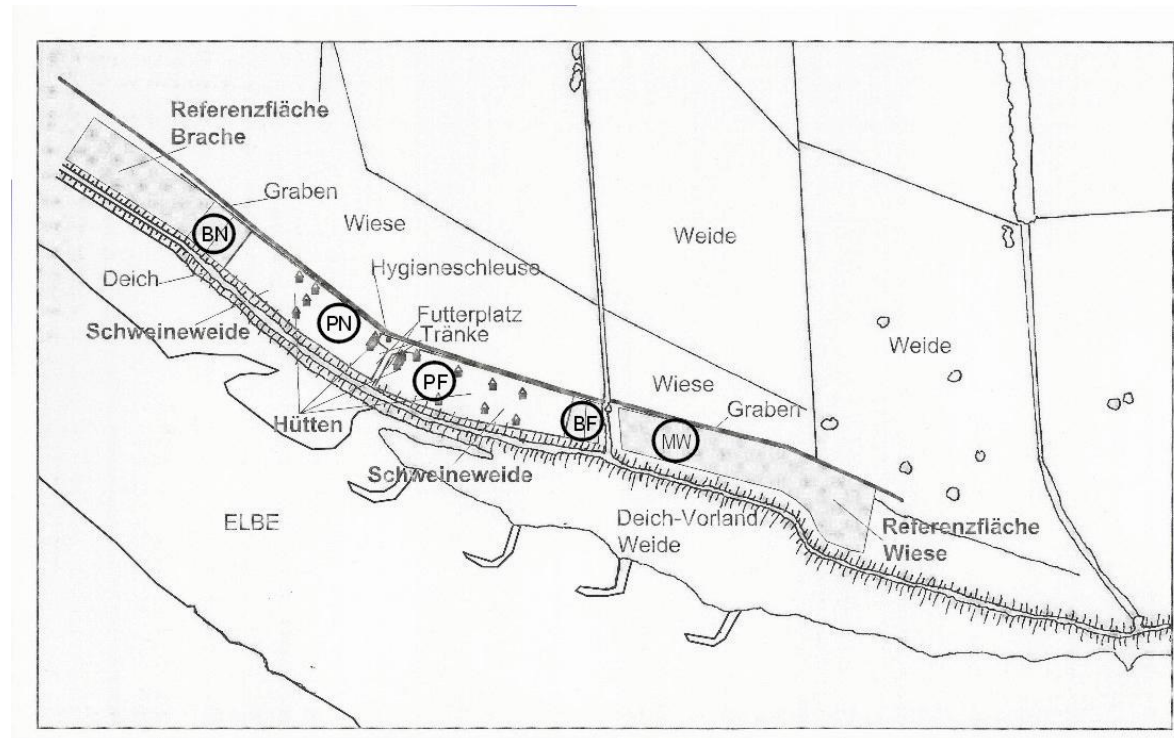


Abb. 7: Überblick über das UG Lenzen (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (MW) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.

Die neu eingezäunte Schweinefläche wird von verschiedenen Grünlandgesellschaften und ephemeren Tümpeln eingenommen. Auf der etwas höhergelegenen und eher frisch-feuchten Ostfläche (PF) dominiert die *Elymus repens* – *Alopecurus pratensis*-Gesellschaft, welche stellenweise in stark ruderalisierten Ausprägungen auftritt. In den erst spät austrocknenden Qualmwasserstellen etablierte sich der Schildwasserhahnenfuß (*Ranunculus peltatus*-Gesellschaft) (Linhard et al. 2005). Besonders auf der insgesamt nasseren Westfläche (PN) treten Röhrichte und Seggenrieder (*Caricetum gracilis*, *Caricetum ripariae*, *Glycerietum maximae*) bzw. Flutrasen (*Ranunculo-Alopecuretum geniculati*) auf (Neugebauer 2004). Beide Teilflächen, die im Folgenden als PF (Pig frisch-feucht) bzw. PN (Pig nass) abgekürzt werden, besitzen in etwa die gleiche Größe.

Die ebenfalls neu angelegten Brachen (BF und BN) liegen jeweils am Rand der beiden Schweineweiden-Teilflächen (Größe ca. 0,1 ha). Die Vegetation entsprach zu Beginn des

Projekts den angrenzenden Schweineweiden. Die konventionell genutzte Vergleichsfläche musste im 2. Untersuchungsjahr verlagert werden, nachdem auf der ursprünglich genutzten Fläche eine Auwaldanpflanzung erfolgte. Sie befindet sich direkt angrenzend in östliche Richtung (Größe ca. 4 ha) und wurde extensiv als Mähwiese genutzt (vgl. Tab. 1).

Tieringen

Der letzte Standort befindet sich auf über 900 m auf der Südlichen Schwäbischen Alb (Hohe Schwabenalb) in Baden-Württemberg. Die Vegetation wird von montanen Weiden des Arrhenaterion gebildet, kleinflächig sind auch Kalkmagerrasen-Elemente (Mesobromion) vorhanden. Beide Wiesengesellschaften nahmen im Zuge der Schweinebeweidung zugunsten von Dominanzbeständen, z. B. mit Wiesen-Kerbel (*Anthriscus sylvestris*) ab (Linhard et al. 2005). Gehölze kamen nicht vor.

In der Vergangenheit wurden die Untersuchungsflächen als extensive Rinderweide bewirtschaftet. Auch eine länger zurückliegende Ackernutzung der tiefgründigeren Flächen ist dokumentiert. Vergleichbare Flächen grenzen im Norden an die Schweineweide und wurden ab 2001 als konventionelle Referenznutzung mit in die Untersuchung integriert. Die Brache (Größe ca. 0,1 ha) liegt zwischen Schweine- und Rinderweide. Die Ausgangsvegetation der Referenzflächen kann als vergleichbar bezeichnet werden.

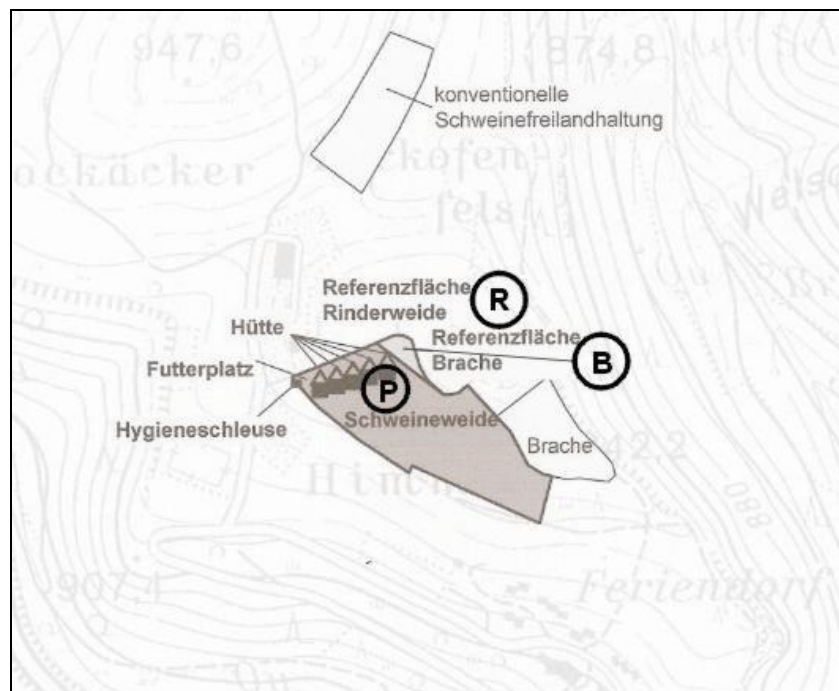


Abb. 8: Überblick über das UG Tieringen (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert). (B) etc. kennzeichnet die Lage der Bodenfallengruppen auf den Teilflächen.

Witterungsverlauf

Der Witterungsverlauf während der Untersuchungsperiode war gekennzeichnet durch überdurchschnittliche Niederschläge – besonders die Sommer 2000 und 2002 waren ausgesprochen verregnet. In 2001 kam es im September, in 2002 auch im Mai zu weiteren Niederschlagsmaxima (Köstermeyer et al. 2005, Abb. 4). Exemplarisch sind für die Standorte in Bellersen und Tieringen die Niederschlagssummen (N_sum) und das Temperatur-Monatsmittel in Abb. 9 dargestellt. In beiden Gebieten ist ein sehr nasser und kalter Monat Juli zu erkennen (Bellersen: 175 l Regen!). Insgesamt fiel in diesem Sommerhalbjahr bereits 75 % des Gesamtjahresniederschlages (vgl. Tab. 1).

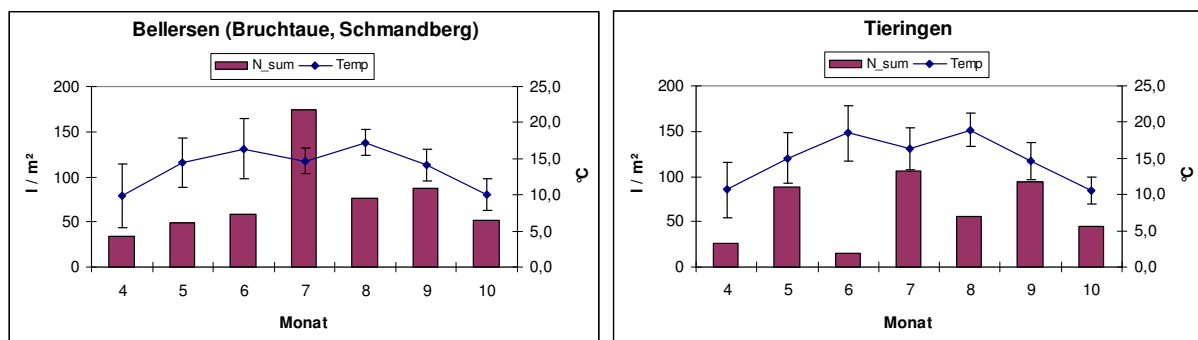


Abb. 9: Witterungsverlauf während der Vegetationsperiode (April – Oktober 2000) an den Standorten Bruchtaue/Schmandberg in Bellersen (Station Bad Driburg) sowie Tieringen (Station Stuttgart-Echterdingen).

Abk.: N_sum = Niederschlagssumme in l/m², Temp = Monatsmittelwert in °C (inkl. Standardabweichung).

3.2 Weidemanagement und Nutzungsvarianten

Eine der entscheidenden Einflussfaktoren für die zu beobachtenden Auswirkungen der Tierhaltung im Freiland ist das Weidemanagement. Wichtige Stellgrößen sind neben der Auswahl der Rasse die Weidedauer (ganzjährig / saisonal), Besatzdichte und das Ausmaß der Zufütterung. Aber auch die räumliche Konfiguration wichtiger Schlüsselrequisiten der Weide, z. B. Futtertrog/Fressstand, Suhle und Hütten, haben große Auswirkungen auf die Raumnutzung der Tiere.

Für das Forschungsvorhaben sollten robuste, regionstypische, alte Haustierrassen zum Einsatz kommen, von denen vermutet wurde, dass sie die geeignete Konstitution für die Freilandhaltung besitzen. Deshalb kamen in Lenzen das ‚Angler (Deutsche) Sattelschwein‘ und in Tieringen das ‚Schwäbisch-Hällische Schwein‘ zum Einsatz. Da in Westfalen keine angestammte Rasse mehr zur Verfügung stand, wurde hier das ‚Düppeler Weideschwein‘ ausgewählt. Hierbei handelt es sich um eine hervorragend für die Freilandhaltung geeignete Rückzüchtung, die physiognomisch dem ausgestorbenen ‚Deutschen Weideschwein‘ sehr nahe kommt (Plarre 1999).

Ein weiteres Ziel des Projekts war es, Aussagen zur Weidedauer bzw. zur optimalen Besatzdichte treffen zu können. Aus diesem Grund erfolgte an den Standorten Tieringen und Bruchtaue eine ganzjährige Beweidung; in Lenzen nur während des Sommerhalbjahrs (ca. Mai – Oktober). Der Schmandberg wurde nur kurzzeitig, d. h. für 6 bis 10 Wochen entweder im Frühjahr (Teilfläche PFr) oder im Herbst (Teilfläche PHe) beweidet. Zur genauen Darstellung des Nutzungssystems vgl. Beinlich & Poschlod (2005).

Eine genaue Kontrolle der Besatzdichte war nicht in allen Fällen unproblematisch. Erschwert wurde die Kontrolle dadurch, dass Aspekte der Tierproduktion bzw. Agrarökonomie zu berücksichtigen waren und sich dementsprechend regelmäßig Ferkel in unterschiedlicher Zahl auf den Weiden befanden. Durch Umrechnung der Lebensgewichte der Tiere in Großvieheinheiten (GV) / ha Weidefläche sowie der Berücksichtigung der tatsächlichen Anzahl der Weidetage wurde diesem Umstand Rechnung getragen. Es ist jedoch zu beachten, dass ein Vergleich der so berechneten ‚Besatzdichte‘ mit Literaturdaten von anderen Weidetieren, z. B. Rindern, aufgrund des völlig anderen Weideverhaltens der Schweine nicht zulässig bzw. zielführend ist.

Die kurzzeitig höchsten Besatzdichten wurden auf dem nur temporär beweideten Schmandberg (PFr) erreicht (~5 GV/ha). Betrachtet man die jährliche Weideleistung, so bildet er mit Mittelwerten von <0,5 GV*a/ha das Schlusslicht (Tab. 2). Erwartungsgemäß ist die Nutzungsintensität auf den ganzjährig beweideten Standorten Bruchtaue und Tieringen am höchsten (zwischen 1,0 und 1,6 GV*a/ha). Lenzen nimmt eine intermediäre Stellung ein – durch das Hochwasser im 3. Untersuchungsjahr wurden die Resultate deutlich beeinflusst.

Tab. 2: Weidemanagement und Nutzungsvarianten.

Abk.: * = Mittelwert der Besatzleistung für beide Teilflächen; ** = Besatz nur für PFr, da keine Herbstbeweidung mehr erfolgte; *** = in Lenzen keine Berücksichtigung der Ferkel; **** = s. Besonderheiten, ebenfalls Mittelwert beider Teilflächen.

	Bruchtaue	Schmandberg	Lenzen***	Tieringen
Schweinerasse	Düppeler Weideschwein	Düppeler Weideschwein	Angler Sattelschwein	Schwäbisch-Häller
Altersklasse d. Tiere	Alttiere + Ferkel	Läufer	Alttiere + Ferkel	Alttiere + Ferkel
Weideperiode	Ganzjährig	Saisonal im Frühling bzw. Herbst, 4 bis 8 Wochen	Saisonal Sommerhalbjahr (ab Ende Mai)	Ganzjährig
Teilflächen	PI = mit W., PE = ohne Winterbeweidung	Frühjahrs- (PFr) und Herbstweide (PHe)	Feuchtegradient: BN/PN = nasse T.; BF/PF = frisch-feuchte Teilflächen	– keine –
Anzahl Alttiere bzw. Läufer	4 bis 9	Ca. 20	14	5 bis 6
Besatz 2000 (GV*a / ha)	0,98	0,16*	1,05*	1,25
Besatz 2001 (GV*a / ha)	1,59	0,09*	0,88*	1,38
Besatz 2002 (GV*a / ha)	1,49	0,56**	0,37****	1,50
Zufütterung	ja	ja	ja	ja

	Bruchtaue	Schmandberg	Lenzen***	Tieringen
Besonderheiten	Auszäunen von Teilbe- reichen im Winter z. Weidepflege (s. Teilflächen)	(s. Teilflächen)	Vorzeitiges Bewei- dungsende wg. Hochwasser (August 2002)	???
Brache	Neuanlage Größe: 0,3 ha	vorher auch Brachfläche Größe: 2 ha	Neuanlage Größe: 0,1 ha	Neuanlage Größe: 0,1 ha
Konventionelle Nutzung	Extensive Schafweide bis 2000; dann Pferde (2 Tiere) auf 0,6 ha	keine	Ext. Wiese (1. Mahd: 15.06.); evtl. Nach- beweidung auf 4 ha	Ext. Mutterkühe (Hinterwälder, ca. 1 GV / ha)

4. Vergleich der Laufkäferzönosen und standörtlich-struktureller Parameter zwischen Schweineweide und Referenznutzungen

Das erste Ergebniskapitel bildet den Hauptteil der Arbeit und gliedert sich wiederum in drei Teile. Zu Beginn werden die Laufkäfergemeinschaften auf den Schweineweiden mit den beiden Referenznutzungen verglichen, im 2. Teil die zeitliche Entwicklung der Gemeinschaften analysiert und zum Abschluss stehen die strukturellen Veränderungen auf den Schweineweiden im Blickpunkt des Interesses.

4.1 Methoden

4.1.1 Erhebung der Laufkäferdaten

Die Erfassung der Laufkäfer erfolgte mit Bodenfallen in Anlehnung an Barber (1931). Der ausgeprägte Erkundungstrieb der Schweine in Kombination mit dem starker Drang zum Wühlen erforderte den Einsatz eines speziellen Fallentyps: die Fanggläser wurden mit Trichter in ca. 30 cm lange PVC-Rohre (Durchmesser 12 cm) eingelassen (vgl. Manderbach 1998, S. 35) und zu einem Drittel mit gesättigter Kochsalzlösung – versetzt mit einigen Tropfen Entspannungsmittel – gefüllt (Teichmann 1994).

Aufgrund der Projektlaufzeit – Beginn war im Herbst 1999 – war eine vollständige Nullaufnahme auf den Flächen nicht möglich. Deshalb erfolgten im ersten Jahr nur der Aufbau der Fallen und erste Tests zu deren Einsatztauglichkeit. Da es sich als unmöglich erwies, die Bodenfallen restlos vor dem Wühltrieb der Schweine zu schützen, wurden die Fallenfelder in einzelnen Standorten ausgezäunt. Damit der Effekt der Schweinebeweidung trotzdem noch messbar war, wurden Fangperiode (und Auszäunung) auf eine Woche pro Monat begrenzt. Am Standort Lenzen konzentrierte sich die Erfassung auf die Zeiten mit höchster Laufkäferaktivität bei einer längeren Expositionszeit von 2 Wochen (vgl. Tab. 5). Insofern liegt die Gesamtjahresfangdauer auf allen Standorten bei 5 bis 6 Wochen.

Tab. 3: Überblick über Fallenzahl (BF = Bodenfalle) und Fangzeiträume an den verschiedenen Standorten in den Jahren 2000-2002.

Standort	Schwein	Brache	Konv. Nutzung	Fangzeitraum
Bruchtaue	2 * 10 BF	10 BF	10 BF (Schaf-/Pferdeweide)	1 Woche / Monat; April/Mai – September
Schmandberg	2 * 10 BF	10 BF	---	
Tieringen	10 BF	10 BF	10 BF (Mähweide)	
Lenzen	4 * 5 BF	2 * 5 BF	10 BF (Mähwiese)	3 * 2 Wochen; Mai, Juni, September
Gesamt	70 BF	40 BF	30 BF	

Mit der höheren Fallenzahl auf den Schweineweiden im Vergleich zu den Referenzflächen wurde zum einen unterschiedlichem Weidemanagement (Brucht, Schmandberg) und zum anderen der größeren standörtlichen Heterogenität (Einzelheiten je nach Standort, s. u.) Rechnung getragen. Ziel war es, in erster Linie die Vergleichbarkeit zwischen den einzelnen Teilflächen eines Standortes zu gewährleisten. Die Fallen wurden an den einzelnen Standorten immer parallel geöffnet.

Die Fangdauer insgesamt betrug ca. 13.700 Fallentage. Die Zahl der Fallentage schwankte sowohl zwischen den einzelnen Standorten als auch zwischen den Jahren. Dies lag zum einen an Witterungsereignissen, wie z. B. Starkregen bzw. Überschwemmungen (Lenzen), welche die Fängigkeit auf den grundwassernahen Standorten beeinträchtigte; zum anderen am großen Erkundungstrieb der Ferkel, denen es trotz der Abzäunung immer wieder gelang, einzelne Fallen zu zerstören. In die Auswertung wurden nur Daten von Fallen einbezogen, die während der entsprechenden Fangperiode durchgehend fängig waren. Die Daten im Einzelnen sind in der folgenden Tabelle dargestellt.

Tab. 4: Überblick über Fangdauer (in Fallentagen) an den verschiedenen Standorten.

Abk. (vgl. Kap. 3.2., Tab. 2): Schwein Teilfläche A = PE, PFr, PN; Teilfläche B = PI, PHe, PF; d. h. Berücksichtigung beider Teilflächen mit unterschiedlichem Weidemanagement hinsichtlich Besatzdichte, Zeitpunkt oder standörtlichen Unterschieden (Bodenfeuchte); in Lenzen auch Unterscheidung in nasse bzw. frisch-feuchte Brache

Standort	Jahr	Schwein Teilfläche A	Schwein Teilfläche B	Brache (BN / BF)	Konv. Nutzung	Fallentage Gesamt
Bruchtaue	2000	415	488	430	430	1.763
	2001	371	378	413	420	1.582
	2002	352	360	360	360	1.432
Schmandberg	2000	405	420	420	-	1.245
	2001	600	549	582	-	1.731
	2002	350	350	350	-	1.050
Lenzen	2000	247	260	257 / 318	-	1.082
	2001	181	181	125 / 195	265	947
	2002	201	172	172 / 172	317	1.034
Tieringen	2000	240		240	-	480
	2001	240		240	240	720
	2002	210		210	210	630
Gesamt		3.467	3.503	4.484	2.242	13.696

Die Bestimmung der Käfer erfolgte nach Freude et al. (1976), Lompe (1989), Schmidt (1994), Sciaky (1991) und Trautner & Geigenmüller (1987).⁴ Die Nomenklatur richtet sich nach Trautner et al. (1997). Die ökologische Charakterisierung bzw. Einordnung der Habitatansprüche der einzelnen Arten wurde aus den umfangreichen Arbeiten von Barndt et al. (1991), GAC (2008), Koch (1989) und Turin (2000) zusammengestellt und um regionale

⁴ Neuere taxonomische Änderungen, wie etwa die Aufspaltung der *Amara communis*-Gruppe (Paill 2003), sind nicht berücksichtigt.

Angaben erweitert⁵ (Aßmann & Starke 1990; Baehr 1980; Balkenohl 1988; Gries 1975; Gries et al. 1973; Raths & Riecken 1999; Rudolph 1976a; b; Scheffler et al. 1999).

Die Gattungsnamen sind nur bei der 1. Nennung der entsprechenden Art ausgeschrieben – eine Liste der verwendeten Abkürzungen befindet sich im Anhang.

Bruchtaue

Die Untersuchung dieses Standortes beschränkte sich auf die Auenbereiche – die steile und trockenere Talflanke sowie die ehemalige Ackerfläche wurden bewusst nicht berücksichtigt, um eine Vergleichbarkeit mit den Referenzflächen zu gewährleisten. Die Bodenfallen wurden auf der Schweineweide in zwei Rastern von je 10 Fallen (3 Reihen) im Abstand von jeweils 5 m ausgebracht. Im Folgenden werden beide Fallenraster getrennt betrachtet, da Teilbereiche im Winter für mehrere Wochen ausgezäunt wurden, um eine völlige Zerstörung der Grasnarbe zu verhindern (PE, extensiver beweidet). Die ganzjährig genutzte Teilfläche wird als PI (= intensiver beweidet) bezeichnet. Für die Darstellung der zeitlichen Entwicklung wurden die Daten des Jahres 1999 von Kreyer (2000) ebenfalls berücksichtigt.⁶

Schmandberg

Die Erfassung konzentrierte sich auf standörtlich vergleichbare Bereiche der Frühjahrs- (PFr) und Herbstweide (PHe) in der unteren Hangpartie – der Aufbau der Fallen entsprach dem Standort Bruchtaue. Die Beprobungsdauer lag insgesamt bei 4.026 Fallentagen: Während die Fangdauer auf den einzelnen Teilflächen praktisch identisch war, kam es zwischen den Untersuchungsjahren zu größeren Unterschieden (vgl. Tab. 4).

Lenzen

Aufgrund der langgestreckten Form dieses Untersuchungsgebietes wurden insgesamt 8 Transekte à 5 Fallen (Abstand zwischen den Fallen 5 und 10 m) angelegt. Aufgrund unterschiedlicher Geländehöhen wird zwischen nassen (PN, BN) und frisch-feuchten (PF, BF) Teilflächen differenziert. Die Lage der als Mähwiese genutzten Vergleichsfläche wurde nach dem 1. Jahr verschoben, da dort Auwald angepflanzt worden war. Im Weiteren werden deshalb nur die Daten aus 2001 und 2002 vergleichend berücksichtigt. Auswirkungen auf die Ergebnisse hatte das Jahrhunderthochwasser im August 2002, welches ein vorzeitiges Ende der Beweidung und der Beprobung mit sich brachte.

Tieringen

Auch hier wurden Fallenraster zu 10 Fallen angelegt. Aus arbeitstechnischen Gründen wurde die Rinderweide als konventionelle Referenzfläche erst ab 2001 mit erfasst. Die

⁵ Aus Gründen der Datenverarbeitung erfolgte eine einheitliche Einstufung für alle Standorte. Regionalen Unterschieden hinsichtlich ökologischer Ansprüche o.ä. konnte deshalb nicht in allen Fällen vollständig Rechnung getragen werden.

⁶ Aufgrund verschiedener Methodik (Fangdauer, Fallengröße) sind lediglich qualitative Vergleiche zulässig.

Fallenbetreuung und die Bestimmung der Tiere wurde von Dr. Martin Dieterich (Kirchheim/Teck) übernommen – kritische Exemplare von mir überprüft. Einige Tiere der Gattungen *Amara*, *Agonum*, *Bembidion*, *Harpalus* und *Pterostichus* konnten nicht wie vorgesehen nachbestimmt werden – sie sind als „*Gattung* sp.“ in den Tabellen enthalten. Bei der Berechnung von Ähnlichkeitsindices, Turnover etc. wurden sie nicht berücksichtigt.

4.1.2 Erhebung standörtlich-strukturelle Parameter

Vegetationsstruktur

Angaben zur Vegetationsstruktur wurden an den Standorten im Weserbergland sowie in Lenzen in den Jahren 2001 und 2002 bei jeder Fallenleerung, d. h. 3- bzw. 5-mal im Jahr erhoben. Hierzu wurde im Umfeld der Bodenfalle auf einer Probefläche von 4 m² – wobei die Falle im Zentrum des betrachteten Quadrats lag – die durchschnittliche Vegetationshöhe gemessen. Entscheidend waren nicht die maximalen Werte, sondern die bestandsbildenden Vegetationsbestände. Die Messergebnisse wurden auf 10 cm-Schritte gerundet.

Weiterhin wurde das Vorhandensein bzw. die horizontale und vertikale Ausdehnung einer Streuschicht aus altem Pflanzenmaterial (Nekromasse) auf einer 4-stufigen ordinalen Skala erfasst:

- 1 = keine Streuschicht vorhanden
- 2 = Streuschicht mit geringer horizontaler und vertikaler Ausdehnung vorhanden
- 3 = Streuschicht mit geringer horizontaler und mächtiger vertikaler Ausdehnung bzw. umgekehrt vorhanden
- 4 = Streuschicht mit mächtiger horizontaler und vertikaler Ausdehnung vorhanden

Insgesamt wurden auf diese Weise 1.017 Datensätze erhoben.

VESTA (VErtical vegetation STructure Analysis)

Zur Charakterisierung der Vegetationsstruktur wird neben dem horizontalen auch die Betrachtung des vertikalen Aspekts empfohlen – hierfür sind bereits spezielle Geräte entwickelt worden (z.B. Oppermann 1989; Sundermeier 1998). Mit dem Aufkommen der digitalen Fotografie und dem Einsatz digitaler Bildbearbeitungsverfahren eröffnen sich neue Chancen. Ich folge den methodischen Vorschlägen von Nobis (2000) und Zehm et al. (2003), welche schmale Streifen der Vegetationsbestände (ca. 20 cm) vor einer straff gespannten und einfarbig schwarzen Leinwand fotografierten. Diese Fotos wurden im Auswertungsprogramm SideLook, Version 1.1 (vgl. Nobis 2005) weiterbearbeitet und pixelbasiert analysiert. Folgende Vegetationsstrukturparameter wurden hierbei ermittelt und im Weiteren berücksichtigt (für eine ausführliche Beschreibung sei auf Zehm et al. (2003) verwiesen):

- *Row denseness* (Vegetationsfüllung in %): Verhältnis Vegetationsfüllung einer Zeile – hier 10 cm Höhe – zur Gesamtgröße der Zeile
- *Column denseness variation (CDV)*, Variation der Vegetationsfüllung in cm): Standardabweichung der Vegetationsfüllung Spalten (1 cm Breite); Ausdruck der vertikalen Heterogenität der bestandsbildenden Vegetation
- *Average row hole size (ARHS)*, Lückenmittel in cm): Durchschnittliche Größe von Bestandslücken für eine bestimmte Schichthöhe – hier 5, 10, 25 und 50 cm
- *Light gap* (Lichtlücke in cm): Offenbodenflächen, die nicht von Vegetation beschattet werden
- *Sward surface height (SSH)*, Mittlere Vegetationshöhe in cm): Durchschnitt der mittleren Vegetationshöhe in 1 cm-Intervallen

Die Aufnahme der Fotos erfolgte mit einer Digitalkamera (Modell Canon G 5) bei vergleichbaren, guten Witterungsbedingungen im Jahr 2001 (Frühsommer- und Hochsommer-Aspekt). Es handelte sich um eine exemplarische Bearbeitung an den beiden Standorten in Bellersen, wobei sich auf die Schweineweiden und Brachen beschränkt wurde.⁷ Die Fotos wurden jeweils im Umfeld der Fallengruppen in physiognomisch vergleichbaren Beständen gemacht. Für die vergleichende Betrachtung wurden die Frühsommer-Fotografien ausgewählt: Bruchtaue (n = 18), Schmandberg (n = 15.)

Offenboden / Mikrorelief

Zur Erfassung der durch die Wühltätigkeit der Schweine induzierten Offenbodenstellen wurde bei jeder Leerung im Fallenumfeld der **Offenbodenanteil** in % geschätzt (Skala: 0 – 1 – 2 – 5 – 10 – 20 ... 90 – 95 – 99 – 100).

In den Jahren 2001 und 2002 wurde zusätzlich zur Schätzung im 1 m²-Umkreis noch der Anteil in 4 m² und 16 m² erhoben. Da sich diese 3 Werte als im hohen Maße signifikant korreliert erwiesen (nach Spearmann: $r > 0,87$; $p < 0,01$), wurde im Folgenden lediglich der Anteil im 1 m²-Umfeld der Falle berücksichtigt. Hier stehen 2.568 Datensätze zur Verfügung.

Um neben der lateralen Ausdehnung der Offenbodenbereiche (s.o.) auch Aussagen über die vertikalen Veränderungen des Bodenreliefs treffen zu können, wurden so genannte **Mikrorelief-Transekte** angelegt. Entlang fest markierter Transekte von 15 m (1998: 10 m) Länge wurde von einer waagrecht und straff gespannten Schnur (handelsübliche Wäscheleine) in 10 cm-Abschnitten die Distanz zur Bodenoberfläche mit einem Zollstock auf 0,5 cm genau gemessen. Die Beprobung erfolgte in den Jahren 1998 und 1999 (Nullaufnahmen) sowie 2000 und 2001.

⁷ Ein Aufbau der Leinwand auf der Pferdeweide in der Bruchtaue war leider nicht möglich.

Insgesamt wurden auf diese Weise an drei Standorten 111 Transekte mit einer Gesamtlänge von 1.475 m beprobt. Die Beprobungen wurden v. a. auf den variableren Schweineweiden durchgeführt (Tab. 5).

Tab. 5: Anzahl der Mikrorelief-Transekte nach Standort, Nutzungstyp und Jahr.

Standort	Jahr	Pig	Brache	konv. Nutzung	Summe
Bruchtaue	1998	16	1	2	36
	2000	6	4	-	
	2001	7	-	-	
Schmandberg	1998	15	4	-	31
	2000	3	-	-	
	2001	3	-	-	
Lenzen	1999	16	4	4	44
	2000	8	4	-	
	2001	8	-	-	
Gesamt		88	17	6	111

Bodenkundliche Kenndaten

Alle Bodenparameter wurden durch das Teilprojekt (TP) Bodenkunde im Rahmen des Forschungsvorhabens ermittelt (Jahn et al. 2005, s. dort zur Methodik). Zum besseren Vergleich der Standorte wurden folgende Kenngrößen aus der Grundbeprobung des Jahres 2000 bei der Ordination berücksichtigt: Stickstoff (N_t), Kohlenstoff (C_t), Phosphat (P DL), Kalium (K DL), pH-Wert.

4.1.3 Auswertung und Datenanalyse

Grundsätzlich bilden die anhand von Bodenfallen ermittelten Häufigkeiten der einzelnen Laufkäferarten keine reale Abundanz ab (Müller 1984). Vielmehr wird die Fangwahrscheinlichkeit neben der Populationsdichte von der Aktivität der Tiere bestimmt, die artspezifisch und phänologisch (z. B. zur Fortpflanzungszeit) sehr unterschiedlich sein kann (vgl. Methodendiskussion im folgenden Unterkapitel). Deshalb schlägt Heydemann (1956) den Begriff der **Aktivitätsdichte**- bzw. **Aktivitätsdominanz** vor. Wenn aus sprachlichen Gründen im Rahmen dieser Arbeit die Begriffe Individuenzahl, Abundanz oder Häufigkeit im Zusammenhang mit Bodenfallendaten gebraucht werden, so sind sie immer im Sinne von Heydemanns „Aktivitätsdichte“ zu verstehen.

Die verschiedenen Indices zur Beschreibung der Artengemeinschaften (Diversität, Ähnlichkeit, Turnover) wurden nach folgenden Formeln berechnet. Wenn nicht anders vermerkt, entstammen die Angaben Mühlenberg (1993).

Artenvielfalt

Die Ermittlung der Artenzahlen („*species richness*“) einer Gemeinschaft ist auch bei standardisierter Methodik abhängig von der Anzahl gefangener Individuen (Gotelli & Colwell 2001). Deshalb wurden mit dem Programm EstimateS 8.0 (Colwell 2006) „*Sample-based Rarefaction curves*“ (sensu Gotelli & Colwell 2001) errechnet, die einen Vergleich der *species richness* unabhängig von der Zahl gefangener Tiere erlauben. Weiterhin dienen sie zur Bestimmung des Erfassungsgrades. Nur bei sich asymptotisch abflachenden Kurven ist von einer weitgehend repräsentativen Erhebung auszugehen.

Für die Ermittlung der tatsächlichen Artenvielfalt sind mehrere nicht-parametrische Schätzparameter entwickelt worden, über deren Vorzüge bzw. Nachteile noch ausführlich diskutiert wird (Apigian et al. 2006; Chazdon et al. 1998; Colwell & Coddington 1994). Die Schätzungen basieren auf Berechnungen zum Auftreten seltener Arten („*Singletons*“ bzw. „*Uniques*“) in einer Gemeinschaft. Für diese Arbeit folge ich dem Vorschlag von Zalewski & Ulrich (2006), die bei einer Arbeit über Laufkäfer ein Abundanz- (Chao 1) und ein Inzidenz-basiertes Schätzverfahren (Jackknife I) verwendeten. Beide wurden ebenfalls mit EstimateS berechnet – dort werden auch die Formeln erläutert (Colwell 2006).

In der deutschen Fachliteratur zur Carabidologie noch wesentlich gebräuchlicher sind die klassischen Indizes zur Beschreibung der α -Diversität, die deshalb auch Berücksichtigung finden sollen. Sie existieren in großer Zahl und beziehen neben den reinen Artenzahlen auch die Häufigkeit der einzelnen Arten ein (Begon et al. 1990). Da sie z. T. andere Kernaussagen besitzen, wurden für diese Arbeit zwei gebräuchliche ausgewählt.

Shannon-Index (H_s):

Der Shannon-Index (auch bekannt als Shannon-Wiener oder Shannon-Weaver) beschreibt den mittleren Grad der Ungewissheit, bei einer zufälligen Beprobung eine bestimmte Art der Gesamtartenzahl anzutreffen. Dieser Index stammt aus der Informationstheorie.

$$H_s = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad p_i = \frac{n_i}{N} \quad (\text{Gleichung 1})$$

H_s	=	Diversität bezogen auf Artenzahlen
S	=	Gesamtartenzahl
p_i	=	Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Art i, d. h. die relative Häufigkeit der i-ten Art von der Gesamtindividuenzahl, gemessen von 0,0 bis 1,0
N	=	Gesamtindividuenzahl
n_i	=	Individuenzahl der Art i

Margalef-Index (M):

$$M = \frac{(S-1)}{\ln n_i} \quad (\text{Gleichung 2})$$

S	=	Gesamtartenzahl
n_i	=	Individuenzahl der Art i

Dominanzstruktur

Die Berechnung der Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten erfolgt nach folgender Formel:

$$D_i = \frac{n_i}{N} * 100 \quad (\text{Gleichung 3})$$

N = Gesamtindividuenzahl
 n_i = Individuenzahl der Art i

Zur Beschreibung der Dominanzstruktur wurde das speziell für Bodenarthropoden von Engelmann (1978) entwickelte logarithmische Klassensystem verwendet:

32,0	–	100,0 %	Eudominant	„Hauptarten“
10,0	–	32,0 %	Dominant	
3,2	–	10,0 %	Subdominant	
<hr/>				
1,0	–	3,2 %	Rezendent	„Begleitarten“
0,32	–	1,0 %	Subrezendent	
unter 0,32 % sporadisch				

Der Dominanzindex (d) nach Berger-Parker zeigt an, in welchem Maße eine Gemeinschaft durch das Vorkommen der häufigsten Art dominiert wird. Bei ausgeglichener Dominanzstruktur nimmt diese zwischen 0 und 1 schwankende Kenngröße kleinere Werte an.

$$d = \frac{N_{\max}}{N} \quad (\text{Gleichung 4})$$

N_{\max} = Individuenzahl der häufigsten Art
 N = Gesamtindividuenzahl

Bei den hier zusätzlich verwendeten Rank-Abundance-Plots wird die Aktivitätsdominanz gegenüber der Rangfolge der Arten graphisch aufgetragen – die sich ergebenden Kurvenläufe lassen Aussagen über die Struktur der Gemeinschaft zu (Begon et al. 1990).

Faunenähnlichkeit

Im Rahmen dieser Arbeit werden zwei Indices zur Faunenähnlichkeit berechnet: der erste beschreibt die Artenidentität, der andere zusätzlich die Dominanzverhältnisse. Alle Ergebnisse bewegen sich auf einer Skala von 0 bis 100: hohe Werte bedeuten eine hohe Übereinstimmung zwischen den betrachteten Gemeinschaften.

Sörensen-Quotient (Q_S) :

$$Q_S = \frac{2G}{S_A + S_B} * 100 \quad (\text{Gleichung 5})$$

G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten
 S_A, S_B = Gesamtartenzahl in Gebiet A bzw. B

Renkoken-Zahl (R_e):

$$R_e = \sum_{i=1}^G \min D_{A,B} \quad D = \frac{n_A}{N_A} \text{ bzw. } D = \frac{n_B}{N_B} \quad (\text{Gleichung 6})$$

- $\min D_{A,B}$ = Summe der jeweils kleineren Dominanzwerte (D) der gemeinsamen Arten von zwei Standorten A und B
 i = Art i
 G = Zahl der in beiden Gebieten gemeinsam vorkommenden Arten
 $N_{A,B}$ = Gesamtindividuenzahl aus Gebiet A bzw. B
 $n_{A,B}$ = Individuenzahl der Art i in Gebiet A bzw. B

Turnover-Rate (T):

Die Turnover-Rate ist ein Maß zur Beschreibung von Faunenveränderungen von Artengemeinschaften entlang zeitlicher oder räumlicher Gradienten. Als Messgröße dient die An- und Abwesenheit von Arten.

$$T = \frac{J + E}{S_1 + S_2} \quad (\text{Gleichung 7})$$

- J = Zahl der Arten, die zwischen Saison 1 und 2 (oder Gradientenabschnitt 1 und 2) hinzugekommen sind
 E = Zahl der Arten, die zwischen 1 und 2 verschwunden sind
 S_1 = Zahl der Arten in Saison 1 (oder Gradientenabschnitt 1)
 S_2 = Zahl der Arten in Saison 2 (oder Gradientenabschnitt 2)

Artenbezogene Vergleiche bzw. standörtlich-strukturelle Parameter

Die Fänge einer jeden Bodenfalle wurden unter Berücksichtigung der Fallentage zu „Jahresfängen bzw. Jahresfallen“ („year-catches“) zusammengefasst, um die phänologischen Schwankungen aufgrund unterschiedlicher Entwicklungszyklen sowie die große Variabilität zu verringern. Zudem können diese Werte als relatives Maß für die Abundanz betrachtet werden (Baars 1979a, vgl. Kap. 4.1.4). Ihr Einsatz in der carabidologischen Fachliteratur ist aus diesen Gründen weit verbreitet (z.B. den Boer 1990b; den Boer & van Dijk 1994; Turin et al. 1991).

Bei der Analyse der zeitlichen Entwicklung von Einzelarten (Kap. 4.2.2.2) wurde die Aktivitätsdichte auf 100 Fallentage standardisiert, um ggf. vorhandene Schwankungen in der Fangeffizienz der Jahre zu kompensieren (z. B. am Schmandberg, vgl. Tab. 4).

Vor Beginn der statistischen Auswertungen wurden die Laufkäferdaten sowie die strukturellen Daten auf Normalverteilung mit Kolmogorov-Smirnov-Test geprüft (Lozan & Kausch 1998). Bei normalverteilten Daten wurden die Stichproben mit Student's t-Test bzw. ANOVA (incl. Homogenität der Varianzen) getestet. Als Post-Hoc-Test bei der ANOVA fanden LSD-Test bzw. bei nicht-homogenen Varianzen der Test nach Tamhane Verwendung. Nicht parametrische Daten – dieser Fall lag i.d.R. vor – wurden mit Kruskal-Wallis H-Test und dem U-Test nach Mann-Whitney auf signifikante Unterschiede geprüft (ebd.). Als Signifikanzni-

veau wurde $p < 0,05$ festgelegt. Alle statistischen Berechnungen erfolgten mit dem Programm SPSS, Version 11.0.

Parallel dazu wurden die Ergebnisse der SideLook-Analyse der Vegetationsstrukturfotos (VESTA) auf Unterschiede zwischen den Nutzungs- und Managementvarianten getestet.

Für die Auswertung der Bodenrauigkeit anhand der Mikrorelief-Transekte wurde deren Standardabweichung berechnet, d. h. je höher, desto größer die Unebenheit des Bodens als Ergebnis der Schweinebeweidung. Für geneigte Flächen, die von Natur aus eine größere Standardabweichung aufweisen, wurde ein Korrekturfaktor eingerechnet. Dieser bestimmt sich aus dem Quotienten der relativen Anfangs- und Endhöhe. Daraufhin wurde auf Unterschiede zwischen den Nutzungstypen und zwischen den Jahren getestet.

Ordination

Die Geländeerhebungen münden in sehr umfangreichen Tabellen mit Arten (Spalten) und Aufnahmen (= Bodenfallenfänge, Zeilen), aus denen sich nicht ohne weiteres Besiedlungsmuster o. ä. erkennen lassen. Ordinationsverfahren wurden dafür entwickelt, solche komplexen Datensätze zu vereinfachen und wesentlichen Merkmale vom „statistischen Hintergrundrauschen“ zu trennen. Hierbei werden bspw. die Aufnahmen beibehalten und alle miteinander korrelierenden Arten zu einer neuen „Hyperart“ aggregiert.⁸ Diese Hyperarten werden in der graphischen Darstellung als Achsen abgebildet. Diese können wiederum mit Umweltvariablen oder Artdaten korreliert werden. Die Lage der Punkte (= Aufnahmen) im Raum lässt Rückschlüsse auf deren Ähnlichkeit zu.

Zur multivariaten Analyse der Entwicklung der Laufkäfergemeinschaft an den einzelnen Standorten wurde das Non-metric multidimensional scaling (NMS) (Clarke 1993; Kruskal 1964) angewendet, welches Bestandteil der Software PC-Ord (Version 4.2.7, MjM Software Design, Oregon, USA) ist. Es handelt sich um ein iteratives Verfahren, dass die beste Positionen von n Einheiten in k Dimensionen (= Achsen) bei gleichzeitig minimalem Stress dieser k -dimensionalen Konfiguration erzielt. Angestrebt wird demnach eine Abbildung, bei der die Abstände der tatsächlichen „Unähnlichkeit“ entsprechen (Monotoniebedingung). „Stress“ ist in diesem Zusammenhang ein Maß für die Abweichung von der Monotoniebedingung, also im Verhältnis zwischen der Unähnlichkeit (= Abstand) im Originalraum und dem bereits reduzierten Ordinationsraum. Somit stellt der „Stress“ eine entscheidende Größe dar, um die Güte und Interpretationsmöglichkeiten der Ordination zu bewerten: Als sehr gut werden Werte < 10 eingeschätzt. I.d.R. weisen ökologische Artengemeinschaftsdaten Werte zwischen 10 und 20 auf, wobei Ergebnisse < 15 ebenfalls als befriedigend eingestuft werden (McCune & Grace 2002: 132).

⁸ Analog ist auch der umgekehrte Fall denkbar (vgl. Darstellung in Neugebauer et al. 2005).

Ein Vorteil gegenüber anderen, weiter verbreiteten Ordinationsverfahren ist, dass für das NMS keine Voraussetzungen hinsichtlich linearer Abhängigkeiten der Variablen erfüllt sein müssen. Durch das Verwenden von Rangzahlen für die Ermittlung der Distanzen, ist dieses Verfahren besonders geeignet auch sehr heterogene Datensätze zu behandeln (Lozan & Kausch 1998; McCune & Grace 2002). Erfolgreiche Anwendungen bei vergleichbaren carabidologischen Fragestellungen finden sich wiederholt (z. B. Apigian et al. 2006; Bouget 2003; Martikainen et al. 2006).

Zu Beginn der Analyse wurden aus den Gesamtjahresfängen Arten, die nur als Einzelfänge bzw. mit weniger als 0,05 % der Dominanz vertreten waren und dementsprechend als Zufallsfänge eingestuft werden konnten, entfernt. Im Anschluss wurden die bereinigten Artdaten mit Hilfe von „*Beals smoothing*“ transformiert (s. Beals 1984; McCune 1994). Dieser Algorithmus wurde speziell für Datensätze von Artengemeinschaften entwickelt, welche eine sehr große Anzahl von Nullwerten enthält. „*Beals smoothing*“ ermittelt den quantitativen Grad der Eignung einer jeden Probe für die Art i auf der Grundlage des gemeinsamen Auftretens der Arten in der entsprechenden Probe mit der Art i. Die Berechnung erfolgt nach:

$$b_{ij} = \frac{1}{S_i} \sum_k \left(\frac{M_{jk}}{N_k} \right) \quad (\text{Gleichung 8})$$

S = Zahl der Arten in Probe i

M_{jk} = Zahl der Proben in denen die Arten j und k vorkommen

N_k = Zahl der Proben in der die Art k vorkommt

Für das eigentliche NMS wurden die Aufnahmen beibehalten und im „Artenraum“ dargestellt. Verwendung fand eine zufällige Startkonfiguration, das Distanzmaß nach Sörensen und 15 Durchläufe mit Originaldaten. Die maximale Achsenzahl betrug 4, das Stabilitätskriterium 0,0001. Zum Testen der Stabilität der Lösung wurden maximal 200 Iterationen durchgeführt (weitere Erläuterungen bei McCune & Grace 2002: 125ff).

Die Achsenwerte der Ordination wurden im Folgenden mit standörtlich-strukturellen Parametern bzw. den eigentlichen Artdaten korreliert. Für die graphische Darstellung wurden die gemeinsam berechneten Daten aus Gründen der Übersichtlichkeit auf je nach Untersuchungsjahr verschiedene Abbildungen aufgeteilt. Die Korrelation mit den Umweltparametern bzw. Artvorkommen sind als Vektoren in der Abbildung von 2002 zu erkennen.

4.1.4 Methodendiskussion

Die Methodenkritik betrifft in erster Linie die zum Nachweis der Laufkäfer eingesetzten Bodenfallen sowie weiterhin die Ermittlung der standörtlich-strukturellen Parameter und die allgemeinen Probleme der Untersuchungsstandorte.

Bodenfallen

Die Kritik am Einsatz von Bodenfallen zur Erfassung epigäischer Arthropoden ist fast so alt wie die Methode selbst (Übersichten bei Adis 1979; Müller 1984; Spence & Niemelä 1994) und betreffen in gleicher Weise die in dieser Untersuchung verwendeten Richtungs- und Mikrofallen (vgl. Kap. 6.1.1 bzw. 6.1.3). Trotzdem stellt sie noch immer die gebräuchlichste, da effizienteste Art dar, um Laufkäfer vergleichend zu erfassen. Die methodischen Schwierigkeiten gliedern sich in folgende Punkte:

- Die Fangergebnisse werden neben der tatsächlichen Dichte auch von der Aktivität der Tiere bestimmt, d. h. größere, laufaktivere Arten werden wahrscheinlicher gefangen. Die Aktivität wird zusätzlich von einer Vielzahl weiterer Faktoren bestimmt. Deshalb können reale Populationsdichten nicht ermittelt werden. Allerdings konnten niederländische Forscher zeigen, dass die Aggregation der Fänge eines Jahres bzw. zumindest einer Vegetationsperiode („Year-Catch“) als relatives Maß der Häufigkeit (= Abundanz) Verwendung finden kann (Baars 1979a; den Boer 1979).
- Die starken phänologischen Unterschiede im Auftreten der verschiedenen Arten führen zu differierenden Fangwahrscheinlichkeiten, wenn nicht durchgängig ein ganzes Jahr gefangen wird. Allerdings wird bspw. eine winterliche Beprobung im Allgemeinen nur in sehr speziellen Lebensräumen (Heiden, Magerrasen) als erforderlich betrachtet, in denen winteraktive Arten, wie *Bembidion nigricorne*, *Amara infirma*, *Bradycellus* spp. oder *Cymindis* spp., erwartet werden können (Trautner & Fritze 1999).
- Die Wahl der Fangflüssigkeit beeinflusst das Ergebnis, da Attraktions- bzw. Vertreibungseffekte auftreten können (Thiele 1977). So sind selbst von Wasser attrahierende Effekte beschrieben (Renner 1981/82, in Kielhorn 2004), die sich demnach auch bei der hier verwendeten Salzlösung bemerkbar machen könnten.
- Anlock- und Vertreibungseffekte können auch innerartlich bestehen, d. h. die zuerst gefangenen Tiere haben möglicherweise einen Einfluss auf das weitere Fangergebnis. Dies erfolgt sowohl über Pheromone als auch über Abwehrsekrete (Luff 1986).
- Die Fängigkeit wird von der Vegetation bzw. Struktur im Fallenumfeld bestimmt (Greenslade 1964; Melbourne 1999), d. h. in dichteren Beständen ist die Aktivität der Tiere geringer.
- Die Fangeffektivität ist über die gesamte Fangperiode nicht gleichmäßig. Zu Beginn ist sie meist besser.
- Bestimmte Lebensstile können bei Laufkäfern nicht ausreichend erfasst werden, dies gilt besonders für kletternde und arboricole Arten (z. B. Gattung *Dromius* u.ä.). In der vorliegenden Arbeit werden deshalb nur die tatsächlich epigäisch aktiven Carabiden betrachtet.

Die meisten der genannten Kritikpunkte sind in ihrer Wirkung bei vergleichenden Studien, wie im vorliegenden Fall, weniger wirksam, da bspw. phänologische Unterschiede oder solche bzgl. der Laufaktivität der Arten auf allen Teilflächen gleichermaßen vorliegen.

Neben diesen unumgänglichen Defiziten der Barberfallenmethode werden in der Fachwelt auch Aspekte des Fallenaufbaus (Durchmesser, mit/ohne Regenschutz etc.), der Fallenanordnung (Abstände etc., Digweed et al. 1995; Ward et al. 2001) und insbesondere der Anzahl und Fangdauer diskutiert, die hier nicht in allen Einzelheiten wiedergegeben werden soll (gute Übersicht in Trautner & Fritze 1999). Mit dem verwendeten Trichterfallentyp kann das Entkommen kleinerer Arten weitgehend vermieden werden (Müller 1984). Insgesamt wird der Fangerfolg hierdurch um das zwei- bis dreifache gesteigert (Obrist & Duelli 1996, in Kielhorn 2004). Zahlreiche Autoren weisen auch auf einen Zusammenhang von Fängigkeit und Fallendurchmesser (Duelli et al. 1990a) bzw. -umfang hin (Heydemann 1956; Luff 1975).

Duelli et al. (1990a) errechneten mit 5 Bodenfallen einen Erfassungsgrad des Artenspektrums von 90 %, Müller-Motzfeld et al. (1995, in Kielhorn 2004) hingegen nur 60-85 %. Desender & Pollet (1988) ermittelten eine Mindestzahl von 6 Fallen – gute quantitativ vergleichbare Ergebnisse konnten aber erst mit 10 Fallen erzielt werden. In der vorliegenden Arbeit wurden diese Erkenntnisse bei der Vorgehensweise berücksichtigt. Kielhorn (2004) stellt in Frage, ob in Offenlandslebensräumen überhaupt eine vollständige Erfassung des Artenspektrums mit Bodenfallen möglich bzw. sinnvoll ist. Er geht davon aus, dass mit zunehmender Fallenzahl überwiegend zufällig einwandernde Arten erfasst werden, die nicht im Gebiet reproduzieren.

Raths & Riecken (1999) betonen die Bedeutung einer möglichst durchgehenden Beprobung und plädieren zur Aufwandsminimierung eher für eine reduzierte Fallenzahl. Ihre Ergebnisse zeigten deutliche Unterschiede zwischen den Biotoptypen: in Wäldern und Kulturlandschaftsbiotopen ließ sich die Gemeinschaft auch in kürzeren Fangzeiträumen ausreichend ermitteln. Der Wühltrieb der Schweine setzte in meiner Arbeit einen Zwangspunkt, so dass nur durch kurzzeitige Abzäunung eine Beprobung möglich war. Insgesamt wird aufgrund der großen Anzahl eingesetzter Fallen von einer guten Erfassung der Gemeinschaften ausgegangen. Die Vergleichbarkeit der Nutzungsvarianten an den einzelnen Standorten ist aufgrund der parallelen Beprobung gewährleistet. Jahresbedingte Unterschiede aufgrund des Witterungsverlaufs (vgl. Kap. 3.1) können hingegen nicht völlig ausgeschlossen werden. Da allerdings alle drei Jahre überdurchschnittlich niederschlagsreich waren und die Larvenstadien als besonders empfindlich gegenüber Trockenheit gelten (den Boer & van Dijk 1994), wird nicht von einer starken Verzerrung der Ergebnisse ausgegangen.

Strukturparameter

Die Erfassung der untersuchten Strukturparameter bereitete keine methodischen Schwierigkeiten. Eine geringfügige Beeinflussung des Parameters Offenboden im Fallenumfeld ergibt sich durch den Fallenaufbau und -wechsel, bei dem Trittschäden (je nach Witterung) nicht zu vermeiden sind. So ist es zu erklären, dass auch auf den Brachflächen z.T. geringe Offenbo-

denflächen (<5 %) kartiert wurden. Bei den Mikrorelief-Messungen ist mit einer Ungenauigkeit im Bereich von +/- 1 cm zu rechnen (z. B. durchhängende Schnur).

Die fotogestützte Strukturauswertung (VESTA) besitzt einige Schwachstellen: z. B. beeinflusst der Sonnenstand oder ein nicht völlig faltenfreier Aufbau den Schattenwurf auf der Leinwand, der dann ebenfalls in die Auswertung eingehen kann. Grundsätzlich sind die Ergebnisse aufgrund der hohen Variabilität der Schweineweiden-Vegetation und der vergleichsweise geringen Stichprobe nur als Tendenzen zu verstehen, die in weiteren Erhebungen untermauert werden müssten.

Untersuchungsdesign

Einzelne Rahmenbedingungen des Untersuchungsaufbaus waren nicht optimal. Die Referenzbrache am Standort Tieringen ist aufgrund von Lage und geringer Größe stärkeren Randeffekten ausgesetzt. Zudem konnte aufgrund des Projektbeginns im Herbst nicht an allen Standorten eine echte Nullaufnahme durchgeführt werden.

4.2 Artengemeinschaften

4.2.1 Räumlicher Vergleich

Im ersten Teilkapitel werden anhand bestimmter Parameter der Artengemeinschaften zu:

- Arten- und Individuenzahlen (Kap. 4.2.1.1)
- Dominanzstruktur (Kap. 4.2.1.2)
- Artendiversität (Kap. 4.2.1.3)
- Artenähnlichkeit (Kap. 4.2.1.4)
- Ökologischen Ansprüche (Kap. 4.2.1.5)

jeweils zuerst die drei Nutzungstypen verglichen, bevor die einzelnen Standorte mit ihren Teilflächen näher beschrieben werden.

4.2.1.1 Arten- und Individuenzahlen

Nutzungstyp

Während der Projektlaufzeit wurden 34.248 Laufkäferindividuen aus 155 Arten erfasst. Lässt man die standörtlichen Unterschiede aller Gebiete außer Acht und vergleicht nur die drei unterschiedlichen Nutzungstypen Schweineweide, Brache und konventionelle Nutzung (Abb. 10), so weisen die Schweineweiden signifikant höhere Artenzahlen pro Jahresfalle auf (H-Test; $n=509$; $df=2$; $\chi^2=11,96$; $p<0,001$). Für die Aktivitätsdichten (= Individuen) konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Nutzungsregimes festgestellt werden ($p>0,1$, s. Abb. 10b). Hierfür dürften die großen Unterschiede in der Aktivitätsdichte zwischen den Standorten (s. Abb. 13) mit verantwortlich sein.

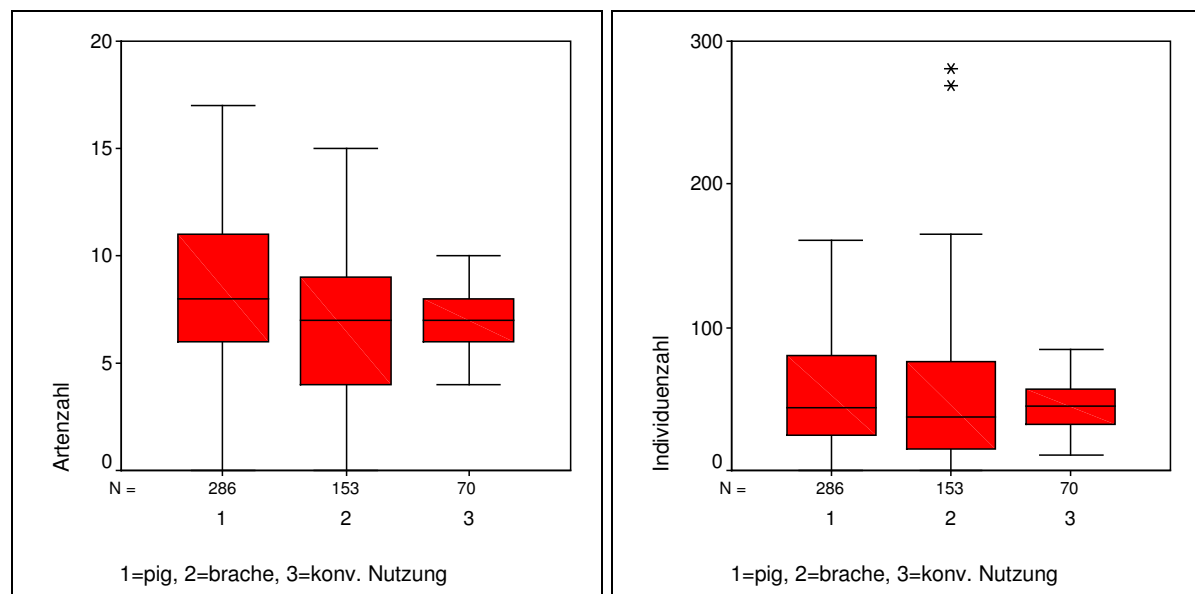


Abb. 10a, b: Box-Plots der mittleren Arten- und Individuenzahl der Laufkäfer pro Jahresfalle in Abhängigkeit vom Nutzungstyp ($n=509$). Abk.: * = Extremwerte.

Standort

Die Gesamtzahl an gefangenen **Laufkäferarten** in den einzelnen Nutzungstypen nach Standort ist in Abb. 11 dargestellt. Auffällig ist die Übereinstimmung der Artenzahlen bei Schweineweiden und Brachen. Diese schwanken zwischen 53 bis 57 bzw. 47 bis 53 Arten, liegen auf den Schweineflächen aber i.d.R. höher – auch in den Fällen, bei denen zwei Schweine-Teilflächen beprobt wurden. Die Referenzflächen mit konventioneller Nutzung weisen mit 30 bis 39 Arten die geringste Artenvielfalt auf. Allerdings dürften die Werte in Tübingen und Lenzen zu einem gewissen Teil auf die fehlende Erhebung im 1. Jahr zurückzuführen sein (vgl. Kap. 3).

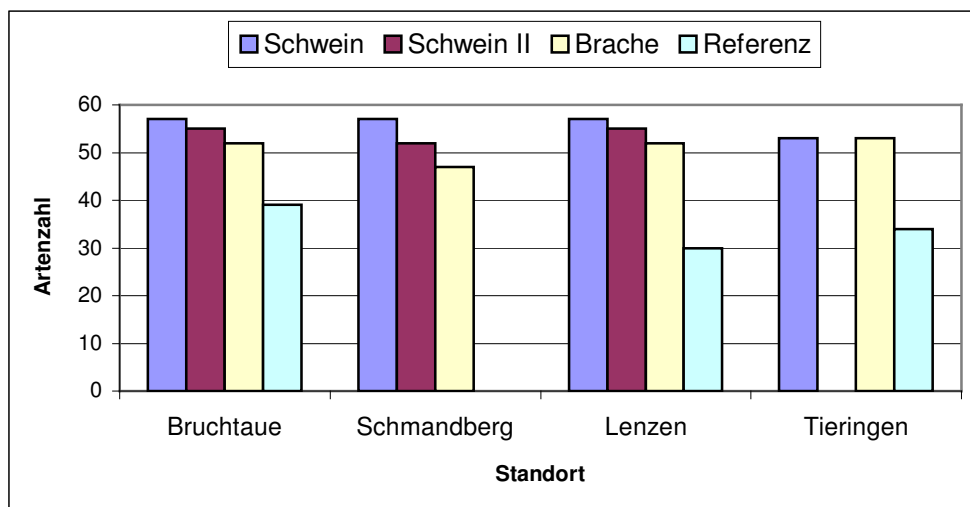


Abb. 11: Gesamt-Artenzahlen der nachgewiesenen Laufkäfer an den verschiedenen Standorten während der drei Untersuchungsjahre.

Anm.: In Lenzen und Tübingen erfolgte keine Referenzbeprobung in 2000 (s. Text). In Tübingen bestand zudem keine Unterteilung der Schweineweide in Teilflächen.

Bezogen auf einzelne Jahresfallen bestätigt sich, dass an allen Standorten die Schweineweiden signifikant höhere mittlere Artenzahlen aufweisen als die Vergleichsflächen. Exemplarisch ist dies für die beiden Standorte in Bellersen dargestellt (Abb. 12; ANOVA: $df=2$; $F=16,04$; $p<0,001$ bzw. t-Test: $df=88$; $t=2,56$ $p<0,05$). In Lenzen besitzt diese Aussage nur für Schweineweide und Mähwiese Gültigkeit.

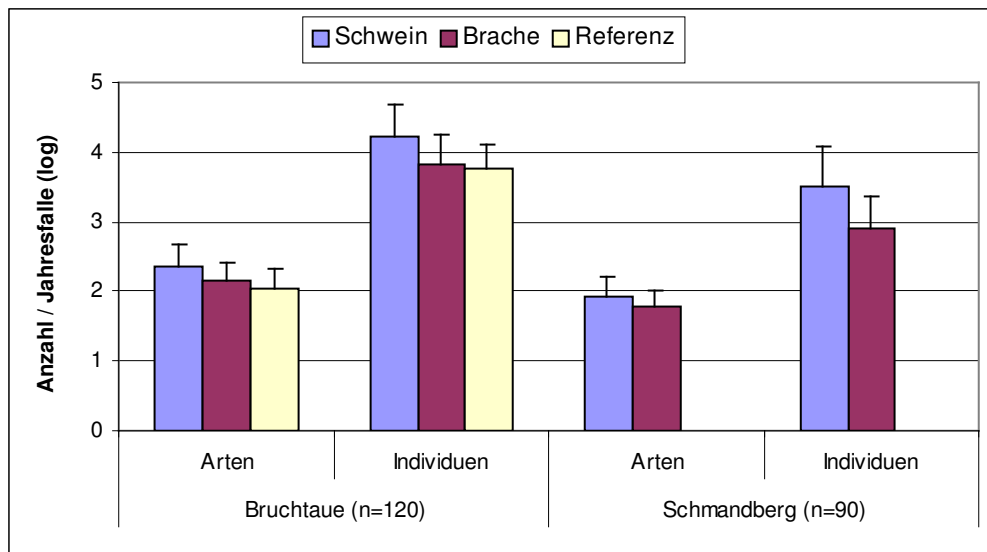


Abb. 12: Mittlere Arten- und Individuenzahlen (logarithmisiert inkl. Standardabweichung) pro Jahresfalle der Laufkäfer an den Standorten Bruchtaue und Schmandberg während der drei Untersuchungsjahre.

Das Grundmuster des Vergleiches der Artenzahlen zwischen den Nutzungsvarianten zeigt sich auch bei der **Gesamtaktivitätsdichte** der Laufkäfer: Die Schweineweiden liegen i.d.R. deutlich vor den Brachen und der konventionellen Grünlandnutzung. Für die Jahresfallen der einzelnen Standorte ist diese Beobachtung auch signifikant (Abb. 12; ANOVA bzw. t-Test; $p < 0,01$). Eine Ausnahme stellt der Standort Tieringen dar, der sich zudem durch die mit Abstand höchste Laufkäferaktivität auszeichnet. Dort werden auf der Brache die größten Werte erreicht (Abb. 13). Im Unterschied zu den Artenzahlen ist die Variationsbreite der Aktivität zwischen den Standorten beträchtlich. Während in Tieringen sehr hohe Abundanzen bestehen, zeichnen sich der Schmandberg durch sehr geringe aus, die Bruchtaue und Lenzen durch mittlere.

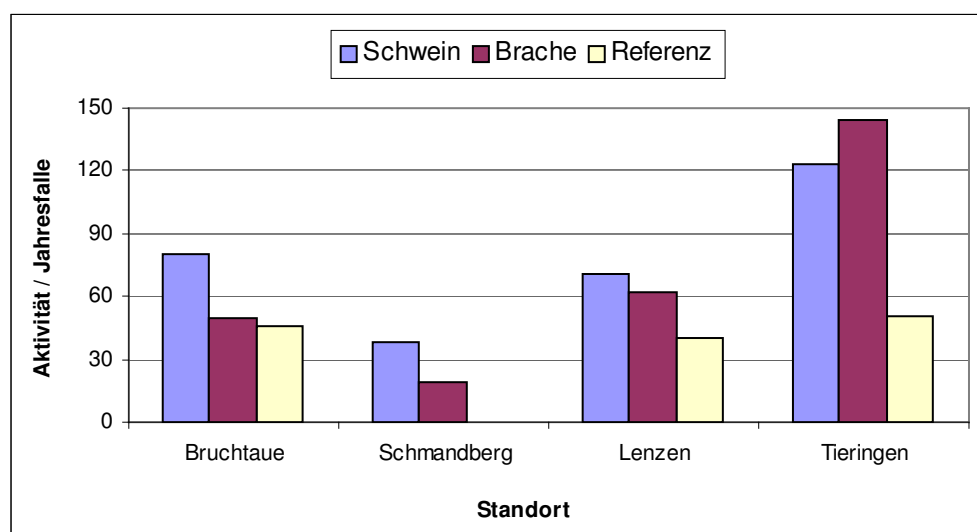


Abb. 13: Gesamt-Aktivitätsdichte pro Jahresfalle der Laufkäfer an den verschiedenen Standorten während der drei Untersuchungsjahre.

Anm.: In Lenzen und Tieringen erfolgte keine Referenzbeprobung in 2000 (s. Text).

Bruchtaue

Mit über 7.700 gefangenen Individuen aus 74 Arten erweist sich dieser Standort als überdurchschnittlich arten- und individuenreich. Auf den Schweineflächen konnte die höchste Artenzahl und Aktivitätsdichte (Tab. 6), Artendichte (Arten pro Falle, ohne Abb.) und Artendiversität (Kap. 4.2.1.3) festgestellt werden. Die ganzjährig beweideten Teilbereiche (PI) haben hierbei signifikant höhere durchschnittliche Artenzahlen als die extensiver genutzten Teilflächen (ANOVA; $n=120$; $df=3$; $F=17,9$; $p<0,001$). Auch bei Berücksichtigung der geschätzten Artenvielfalt erreicht PI die höchsten Werte, wobei nur die Pferdeweide sehr deutlich zurückbleibt (Tab. 6). Der Erfassungsgrad liegt auf allen Teilflächen bei über 80 %.

Tab. 6: Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in der Bruchtaue hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.

Abk.: PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; Weide = Schaf- bzw. Pferdeweide.

Zönotische Kenndaten	PE	PI	Brache	Weide	Gesamt
Gesamtindividuen	2.227	2.613	1.503	1.370	7.713
Individuen / 100 Fallentage	195,3	212,9	124,9	113,2	161,3
Gesamtarten (S_{obs})	56	57	52	39	74
Jackknife I (S_{exp_I})	$65 \pm 4,8$	$70 \pm 7,7$	$63 \pm 5,2$	$48 \pm 2,4$	$89 \pm 4,4$
Chao 1 (S_{exp_II})	$58 \pm 2,5$	$70 \pm 9,6$	$65 \pm 10,2$	$43 \pm 3,5$	$91 \pm 12,7$

Eine Vergleichbarkeit der Artenvielfalt der verschiedenen Teilflächen ermöglichen „*Rarefaction curves*“ (vgl. Kap. 4.1.3). Demnach ist, obgleich am meisten Arten auf den Schweineflächen nachgewiesen wurden, die Brache als die Nutzung mit der höchsten Vielfalt anzusehen (Abb. 14). Die höheren Werte der Schweineweide (vgl. Tab. 6) sind auf die insgesamt höhere Aktivitätsdichte zurückzuführen. Hingegen fällt die konventionelle Weide signifikant hinter die anderen Flächen zurück (95 %-Konfidenzintervall). Ein Unterschied zwischen beiden Schweine-Teilflächen besteht nicht.

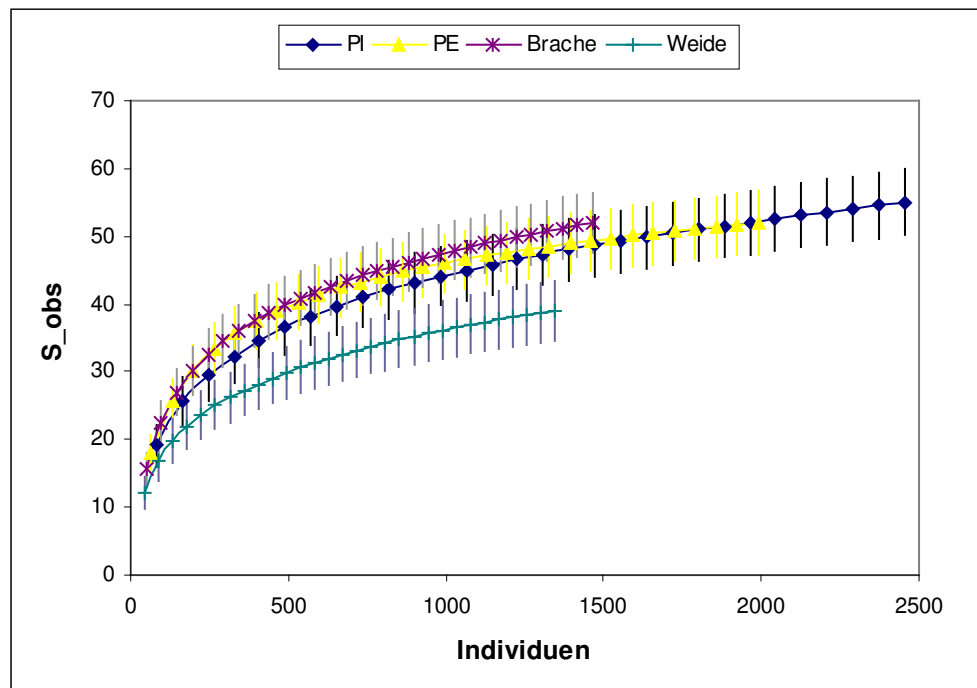


Abb. 14: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Bruchtaue.

Abk.: S_{obs} = Artenzahl (Berechnung nach Mao Tau, vgl. Colwell (2006)); PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; Weide = Schaf- bzw. Pferdeweide.

Schmandberg

Insgesamt wurden ca. 2.900 Laufkäfer aus 67 Arten nachgewiesen. Die höchsten Artenzahlen und Aktivitätsdichten werden auf den Schweineflächen erreicht (Tab. 7), wobei für beide Kennzahlen die Herbstweide (PHe) signifikant höhere Werte aufweist als Frühjahrsweide (PFr) oder Brache (ANOVA; $n=90$; $df=2$; $F=13,1$ bzw. $22,4$; $p<0,001$). Interessanterweise beruht dieser Unterschied nicht auf der Förderung eines bestimmten Entwicklungstyps. So nimmt die Aktivität von Frühjahrs- und Herbstfortpflanzern auf PFr und PHe gleichermaßen zu. Darüber hinaus ist die Laufkäferaktivität auf PFr signifikant höher als auf der Brache (Post-hoc Test; $p<0,01$).

Tab. 7: Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose am Schmandberg hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.

Abk.: PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.

Zönotische Kenndaten	PFr	PHe	Brache	Gesamt
Gesamtindividuen	853	1.471	581	2.905
Individuen / 100 Fallentage	63,76	108,27	43,42	71,91
Gesamtarten (S _{obs})	52	57	48	67
Jackknife I (S _{exp_I})	65 ± 2,9	67 ± 3,1	59 ± 1,3	76 ± 2,1
Chao 1 (S _{exp_II})	67 ± 10,9	64 ± 5,6	56 ± 6,4	73 ± 5,5

Beide Schätzparameter weisen auf höhere Gesamtartenzahlen der Schweineweiden hin, differieren aber hinsichtlich der jeweiligen Teilfläche. Die Standardabweichungen sind jedoch so hoch, dass sich hierzu keine eindeutigen Aussagen treffen lassen.

Anhand der *Rarefaction*-Kurven lässt sich ablesen, dass ähnlich wie in der Bruchtaue die Artenzahl von der Aktivitätsdichte beeinflusst wird. Demnach wird die höchste *species richness* auf der Brache erreicht – die Unterschiede sind allerdings gering. Zwischen dem unterschiedlichen Management der Schweineweiden konnten überhaupt keine Differenzen ermittelt werden – sie sind auf die größere Zahl gefangener Tiere auf der Herbstweide zurückzuführen.

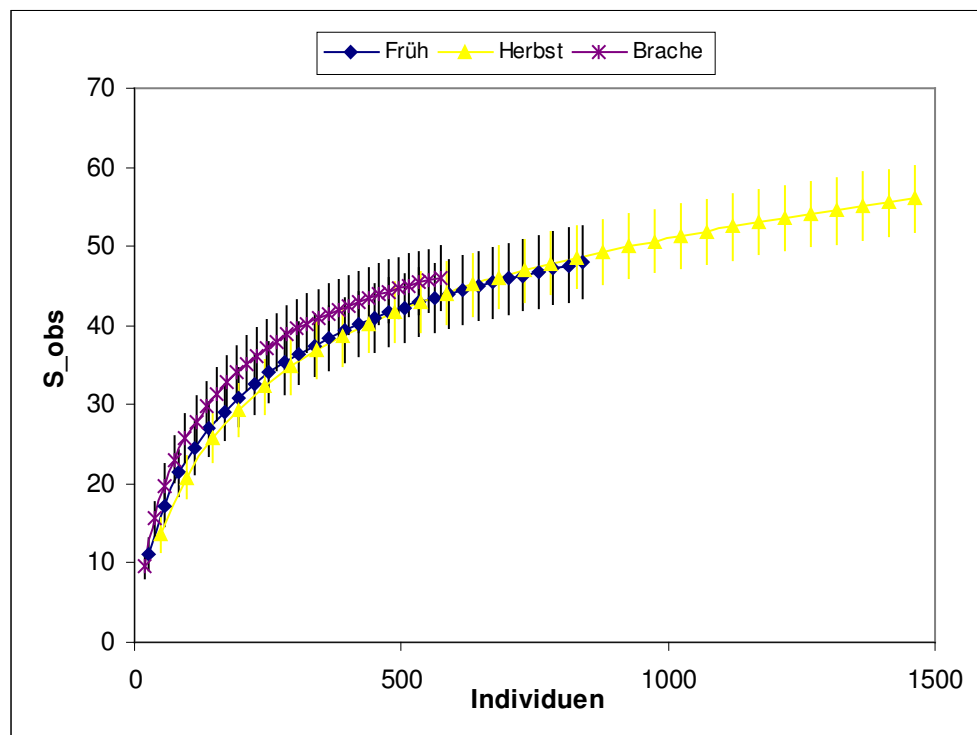


Abb. 15: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Schmandberg.

Abk.: S_obs = Artenzahl (Berechnung nach Mao Tau, vgl. Colwell (2006)); PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; Weide = Schaf- bzw. Pferdeweide.

Lenzen

In den drei Jahren wurden ca. 8.100 Individuen aus 86 Arten gefangen.⁹ Es handelt sich um den insgesamt artenreichsten Standort im Rahmen dieser Untersuchung. Auf den Schweineweiden treten absolut deutlich mehr Laufkäferarten auf (gemessen und nach Schätzverfahren). Sie zeigen eine größere durchschnittliche Aktivität (Tab. 8) und eine signifikant

⁹ Die Fänge der Teilfläche Mähwiese des Jahres 2000 sind nicht in der Tabelle dargestellt, da die Lage der Referenzfläche in der Folgezeit gewechselt werden musste (vgl. Kap. 3).

höhere durchschnittliche Artenzahl als auf der Mähwiese (ANOVA; $n=126$; $df=3$; $F=3,33$; $p<0,05$). Zwischen Brache und Schweineweiden bestehen keine signifikanten Unterschiede. Insgesamt besitzen die standörtlichen Differenzen hinsichtlich der Bodenfeuchte eine gleichermaßen zu berücksichtigende Bedeutung.

Tab. 8: Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in Lenzen hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau hinterlegt). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.

Abk.: BN / PN = Brache / Schweineweide: nasse Teilfläche; BF / PF = Brache / Schweineweide: höhergelegene, frisch-feuchte Teilfläche; MW = Mähwiese; * = s. Fußnote.

Zönotische Kenndaten	BN	BF	PN	PF	MW*	Gesamt
Gesamtindividuen	1.156	717	1.844	2.400	805	6.922
Individuen / 100 Fallentage	168,8	129,4	144,5	213,5	138,3	156,6
Gesamtarten (S_{obs})	37	34	57	55	30	81
Jackknife I (S_{exp_I})	$46 \pm 1,8$	$41 \pm 1,3$	$69 \pm 5,3$	$69 \pm 8,1$	37 ± 0	$101 \pm 5,2$
Chao 1 (S_{exp_II})	$44 \pm 6,4$	$45 \pm 9,6$	$81 \pm 16,4$	$59 \pm 2,6$	$35 \pm 4,7$	$97 \pm 8,4$

Die Kurvenverläufe der *Rarefaction*-Analyse machen deutlich, dass die Schweineweiden unabhängig von der Bodenfeuchte eine signifikant höhere Artenvielfalt besitzen als die Vergleichsflächen (95 %-Konfidenzintervall). Der Erfassungsgrad von PN scheint allerdings etwas geringer zu sein als der von PF (steilerer Verlauf). Eine gewisse Sonderstellung nimmt die Mähwiese ein. Der besonders steile Verlauf ist das Resultat der fehlenden Erfassung im 1. Jahr – die Gesamtvielfalt bewegt sich trotzdem auf dem Niveau der Brachen.

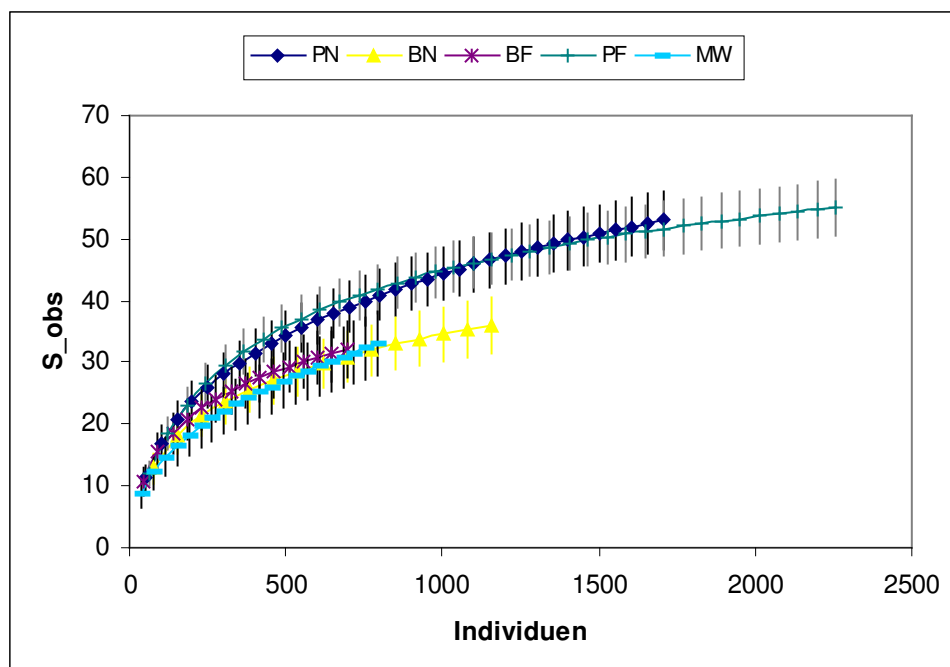


Abb. 16: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Lenzen.

Abk.: S_{obs} = Artenzahl (Berechnung nach Mao Tau, vgl. Colwell (2006)); PN/F = Schweineweide, nass / frisch-feucht; BN/F = Brache, nass / frisch-feucht; MW = Mähwiese.

Tieringen

In Tieringen wurden generell sehr hohe Aktivitätsdichten gemessen – die höchsten im Rahmen dieses Projektes – mit besonders hohen Werten auf Brache und Schweineweide. Diese beiden Nutzungstypen weisen ähnlich hohe Artenzahlen (gemessen und geschätzt) auf (Tab. 9). Die Artendiversität (Kap. 4.2.1.3) und -dichte (ohne Abb.) ist auf der Schweineweide am höchsten. Die Rinderweide fällt durch signifikant geringere durchschnittliche Arten- und Individuenzahlen auf (ANOVA; $n=80$; $df=2$; $F=12,9$ bzw. $27,5$; $p<0,001$).

Tab. 9: Zusammenfassende Kenndaten der Laufkäferzönose in Tieringen hinsichtlich Individuenzahlen und Artenvielfalt (höchste Werte grau). Schätzwerte für Artenvielfalt mit Standardabweichung.

Anm.: Auf der Rinderweide erfolgte in 2000 keine Beprobung.

Zönotische Kenndaten	Pig	Brache	Rind	Gesamt
Gesamtindividuen	3.697	4.339	1.012	9.048
Individuen / 100 Fallentage	535,8	628,8	146,7	494,4
Gesamtarten (S_{obs})	53	53	34	67
Jackknife I (S_{exp_I})	$66 \pm 3,0$	$70 \pm 4,9$	$44 \pm 3,2$	$80 \pm 3,6$
Chao 1 (S_{exp_II})	$74 \pm 16,4$	(101 ± 37)	(75 ± 49)	$73 \pm 4,7$

Die Kurvenverläufe – und damit der Erfassungsgrad – sind auf allen drei Teilflächen des Standortes vergleichbar. Während zwischen Brache und Rinderweide keinerlei Unterschiede hinsichtlich der Artenvielfalt zu erkennen sind, werden auf der Schweinefläche höhere Werte erreicht (Abb. 17). Sie liegen allerdings noch im Schwankungsbereich des 95 %-Konfidenzintervalls. Besonders auf der Rinderweide ist noch kein asymptotischer Kurvenverlauf erkennbar – hier macht sich das fehlende 1. Erfassungsjahr bemerkbar, welches auch die Schwankungen beim Schätzverfahren Chao 1 nach sich ziehen dürfte.

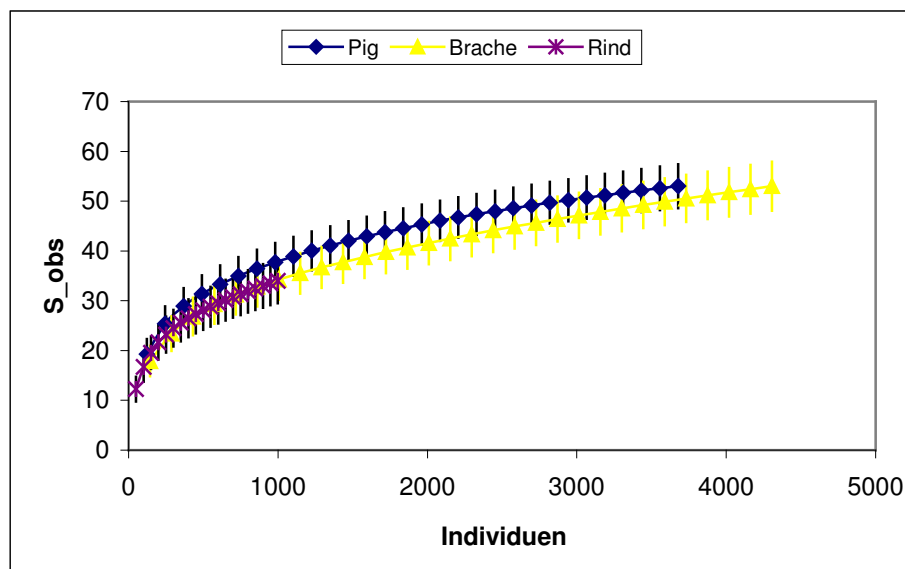


Abb. 17: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der Teilflächen am Standort Tieringen.

Abk.: S_{obs} = Artenzahl (Berechnung nach Mao Tau, vgl. Colwell (2006)); Pig = Schweineweide, ganzjährig beweidet; Rind = extensive Rinderweide.

4.2.1.2 Dominanzstruktur

Nutzungstyp

Eine wichtige Kenngröße zur Charakterisierung der Gemeinschaftsstruktur stellt der Dominanz-Index dar. Bezogen auf alle Standorte lassen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Nutzungstypen erkennen (ANOVA; $n=15$; $p>0,9$, Abb. 18). Vielmehr werden die durchaus vorhandenen Differenzen der Einzelstandorte durch die große Variabilität maskiert (s.u.).

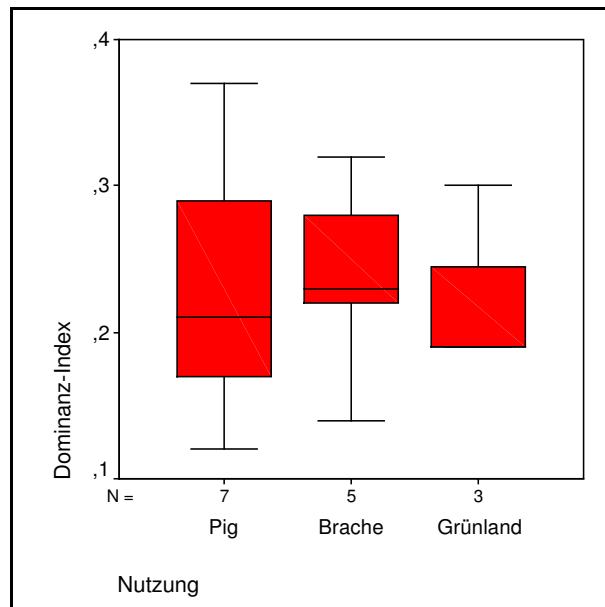


Abb. 18: Box-Plot des Dominanz-Indexes (nach Berger-Parker) nach Nutzungstyp (n=15).

Dominante Arten

Unabhängig vom Standort lassen sich neben dem dominant auftretenden *Poecilus versicolor* weitere sechs „Hauptarten“ benennen: *Pterostichus melanarius*, *Amara communis*, *P. cupreus*, *Clivina fossor*, *Pt. vernalis*, und *A. aenea*. Sie stellen zusammen ca. 48 % aller Individuen.

Auf den **Schweineweiden** erreichen weiterhin *A. plebeja*, *Brachinus crepitans*, *B. tetracolum*, *Calathus fuscipes*, *Pt. niger* und *Trechus quadristriatus* auffällig höhere Aktivitätsdominanzen. Die häufigsten „**Brachearten**“ sind *A. communis* (15,7 %), *P. versicolor*, *Pt. melanarius*, *Pt. vernalis*, *Epaphius secalis*, *A. lunicollis*, *B. gilvipes* und *B. biguttatum*. Neben den insgesamt dominanten Arten (s.o.) sind für die konventionell genutzten **Grünlandflächen** mehrere Laufkäfer charakteristisch, die meist nur an einem der Standorte als Hauptart auftraten: *Agonum muelleri*, *Patrobis atrorufus* (beide Bruchtaue), *B. lampros* (Tieringen) und *Car. auratus* (Lenzen).

Standort

Anhand der Dominanzindizes der verschiedenen Standorte und Teilflächen zeigt sich, dass Bruchtaue und Lenzen die insgesamt ausgeglichene Gemeinschaftsstruktur aufweisen ($d=0,15$ bzw. $0,16$). Demgegenüber dominieren auf der Brache in Tübingen, der Mähwiese in Lenzen sowie am Schmandberg sehr stark einzelne Arten, wie *A. communis*, *P. versicolor* und *A. aenea* ($d>0,3$).

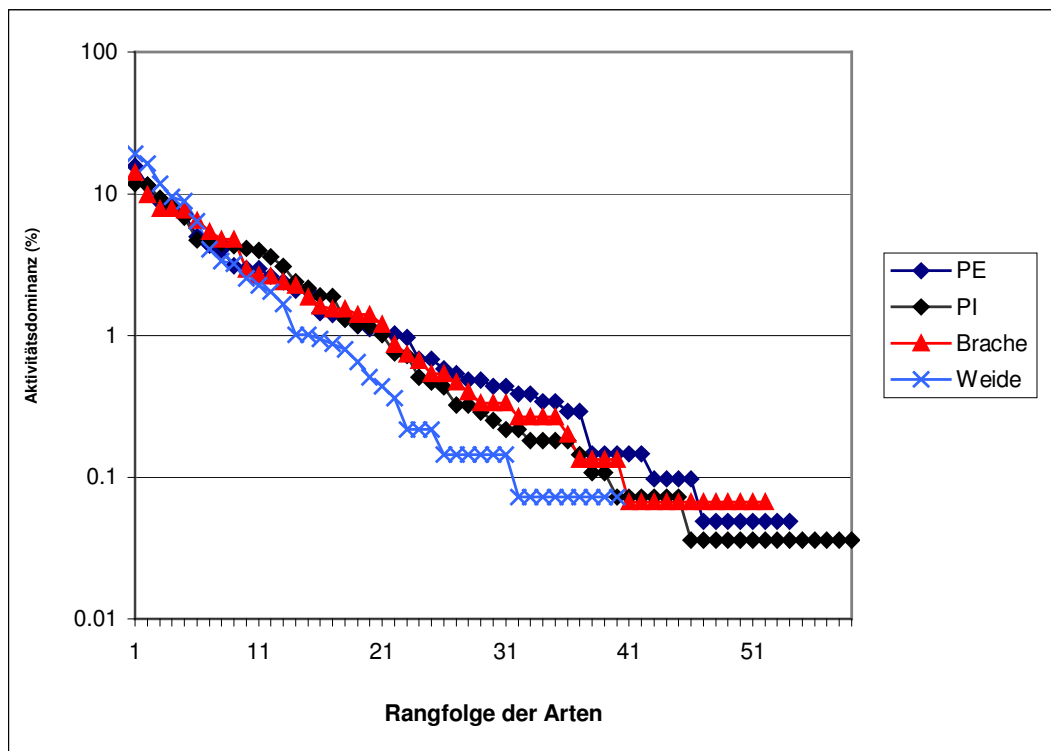


Abb. 19: Rank-Abundance Plot der Aktivitätsdominanz der einzelnen Teilflächen am Standort Bruchtaue.

Als Hilfsmittel zur Visualisierung und Interpretation der Dominanzstrukturen dienen Rank-Abundance-Plots. Im vorliegenden Fall folgen sie alle einer geometrischen Häufigkeitsverteilung (Begon et al. 1990, S. 618 f.) und weisen eine große Anzahl an selten auftretenden Arten auf. Einige weitere Tendenzen zeichnen sich bei der vergleichenden Analyse der Kurvenverläufe ab und werden nachfolgend stichpunktartig aufgeführt:

- Die Schweineweiden weisen i.d.R. die ausgeglichene Dominanzstruktur auf, wobei die Unterschiede zur Brache gering sein können. Ausnahme ist der Schmandberg – dort bestehen aufgrund des eudominanten Auftretens von *A. aenea* kaum Unterschiede.
- Die Referenzgrünlandflächen sind – soweit vorhanden – durch sehr unausgeglichene Dominanzstrukturen gekennzeichnet (Abb. 19).
- Die extensiver beweidete Fläche in der Bruchtaue besitzt eine ausgeglichene Struktur (Abb. 19).

- Saisonale Nutzungsunterschiede auf den Schweineflächen bewirkten am Schmandberg keine Änderung in der Dominanzstruktur.
- In Lenzen besitzt die frisch-feuchte Weide eine ausgeglichene Struktur als die nasere. Bei den Brachen ist dies nicht zu erkennen.

Nachfolgend wird die Dominanzstruktur der einzelnen Standorte hinsichtlich der Haupt- und Begleitarten (vgl. Kap. 4.1.3) detaillierter beschrieben.

Bruchtaue

Auf allen vier Teilflächen liegt eine ausgeglichene Struktur vor – der Dominanzindex (d) beträgt zwischen 0,12 (PI) und 0,19 (Pferdeweide). Jedes Mal zählt die euryöke Feldart *Pt. melanarius* zu den dominanten Arten. Lediglich auf der Schaf-/Pferdeweide ist er nicht der häufigste Laufkäfer und wird von *C. fossor* und *Ag. muelleri* abgelöst, die auch auf den anderen Teilflächen hohe Aktivitäten aufweisen. Weitere (sub)dominante Arten ohne klare Präferenzen für einen Nutzungstyp sind *Pt. vernalis*, *B. properans*, *A. communis* und *P. versicolor*. Die Dominanzstruktur für die häufigsten Arten ist in Abb. 20 dargestellt.

Als diagnostisch wichtig für die **Schweineweide** können einige Arten gelten, die auch mit höherer Aktivität auf den angrenzenden Ackerflächen auftreten und auch als typische Feldarten gelten. Hier sind vor allem *B. tetracolum*, *B. lampros*, *Anchomenus dorsalis*, *Asaphidion flavipes*, *A. similata*, *A. plebeja* und *Ps. rufipes* zu nennen. Zusätzlich gibt es aber auch Arten mit Präferenzen für die Weideflächen, welche die Äcker meiden – z. B. *Ag. sexpunctatum*, *Car. granulatus*, *Pt. niger* und *Pt. nigrita*. Ergänzend konnten – überwiegend auf der im Winter nicht beweideten Teilfläche (PE) – eine Vielzahl von mehr spezialisierten Bewohnern feuchter Offenbodenbereiche gefunden werden, wie z. B. *B. semipunctatum*, *B. varium*, *B. dentellum*, *B. lunulatum*, *D. luedersi*, *D. aeneus*, *D. politus* und *Chlaenius vestitus*, die z. T. aber nur in Einzelindividuen nachgewiesen werden konnten.

Auf der **Brache** erreichen eine ganze Reihe von Feuchtgebietsbewohnern höhere Aktivitäten. Typisch sind die subdominanten *Pt. anthracinus*, *E. secalis*, *B. biguttatum*, *C. collaris* sowie die Begleitarten *Cychnus caraboides*, *Oodes helopioides*, *Ag. fuliginosum*, *Ag. viduum*, *B. guttula* und *B. mannerheimii*.

Die **Pferde-/Schafweide** weist demgegenüber ein verarmtes Artenspektrum auf, dem die anspruchsvollen Feuchtezeiger der anderen Teilflächen weitgehend fehlen. Charakteristisch ist die hohe Aktivität der Feuchtwaldart *Patr. atrorufus* sowie von *N. brevicollis*, *B. quadrimaculatum* und *L. pilicornis*. Nur hier konnten *Trechoblemus micros* und *D. intermedius* gefunden werden.

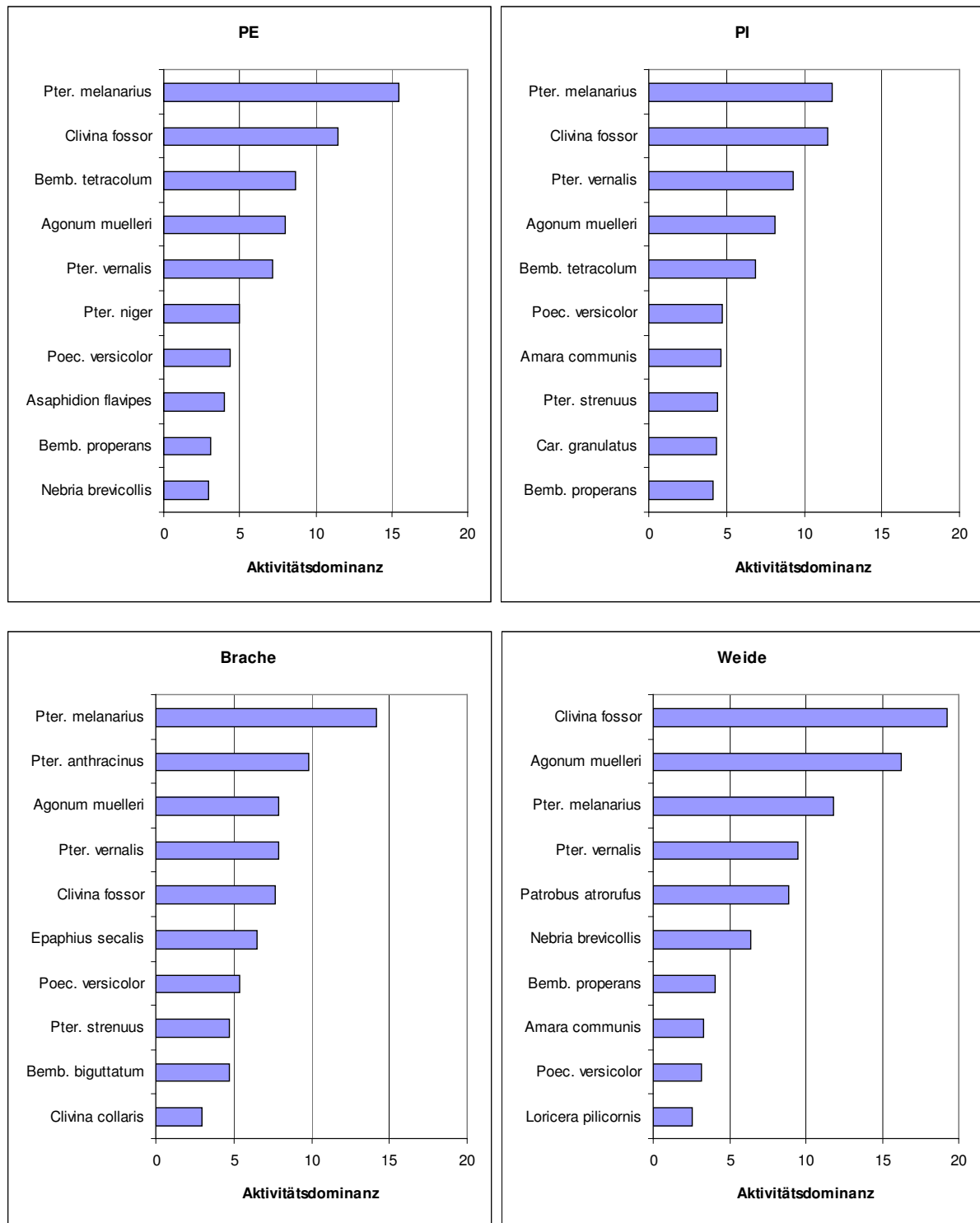


Abb. 20: Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der vier Teilflächen am Standort Bruchtaue.

Abk.: PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet

Schmandberg

Auf allen Teilflächen wird die Gemeinschaft von der xerothermophilen Art *Amara aenea* dominiert, die über ein Drittel der gefangenen Individuen stellt. Weitere unabhängig von der Flächennutzung dominante Arten sind *Brachinus crepitans*, *H. rubripes*, *A. convexior*, *Ps. rufipes*, *P. cupreus* und *P. versicolor* (Abb. 21). Die ersten vier sind ebenfalls als xerothermophil einzustufen, die *Poecilus*-Arten besiedeln ein sehr weites Spektrum von Offenlandslebensräumen.

Charakteristisch für die **Schweineweiden** sind die wärme- und trockenheitsliebenden und z. T. gefährdeten Spezialisten *Callistus lunatus* (RLD 2), *O. puncticeps*, *Car. convexus* (PFr, RLD 3), *Cicindela campestris* und *H. signaticornis* (RL NRW 1, PHe) sowie die mehr euryöken Feldarten *Ag. sexpunctatum*, *Anchomenus dorsalis*, *Badister bullatus* (beide PFr), *Cal. fuscipes*, *Tr. quadristriatus*, *B. lampros* und *B. properans* (beide PFr).

Es bestehen weitere Unterschiede zwischen den beiden Schweineflächen: So ist auf der Herbstweide eine höhere Aktivität zu konstatieren – eine ganze Reihe der wertbestimmenden Arten tritt überwiegend hier auf (s.o.). Es handelt sich überwiegend um Imaginalüberwinterer – allgemein zeigen aber beide Entwicklungstypen auf beiden Schweine-Teilflächen höhere Aktivitäten (vgl. Kap. 4.2.1.1; Kap. 5). Hinsichtlich der dominanten Arten bestehen größere Übereinstimmungen zwischen PHe und Brache – z. B. *A. lunicollis*, *H. affinis* und *P. versicolor*, die auf PFr nicht zu den häufigsten Arten zählen (Abb. 21).

Die **Brache** wird durch das Auftreten von einigen typischen Waldbewohnern charakterisiert, die aus dem angrenzenden Kiefern-Mischwald in die Fläche eindringen. Einige relativ mobile Arten, wie etwa *Car. coriaceus*, erreichen mit Einzeltieren auch die Schweineweiden. Insgesamt ist eine Häufung der Waldarten *Abax parallelepipedus*, *Leistus ferrugineus* und *Cychrus caraboides* auf der Brache zu beobachten. Auch einige eher hygrophile Laufkäfer, wie *Pt. vernalis*, *H. latus*, *A. communis* oder *A. aulica*, scheinen von den dort höheren Vegetationsbeständen zu profitieren.

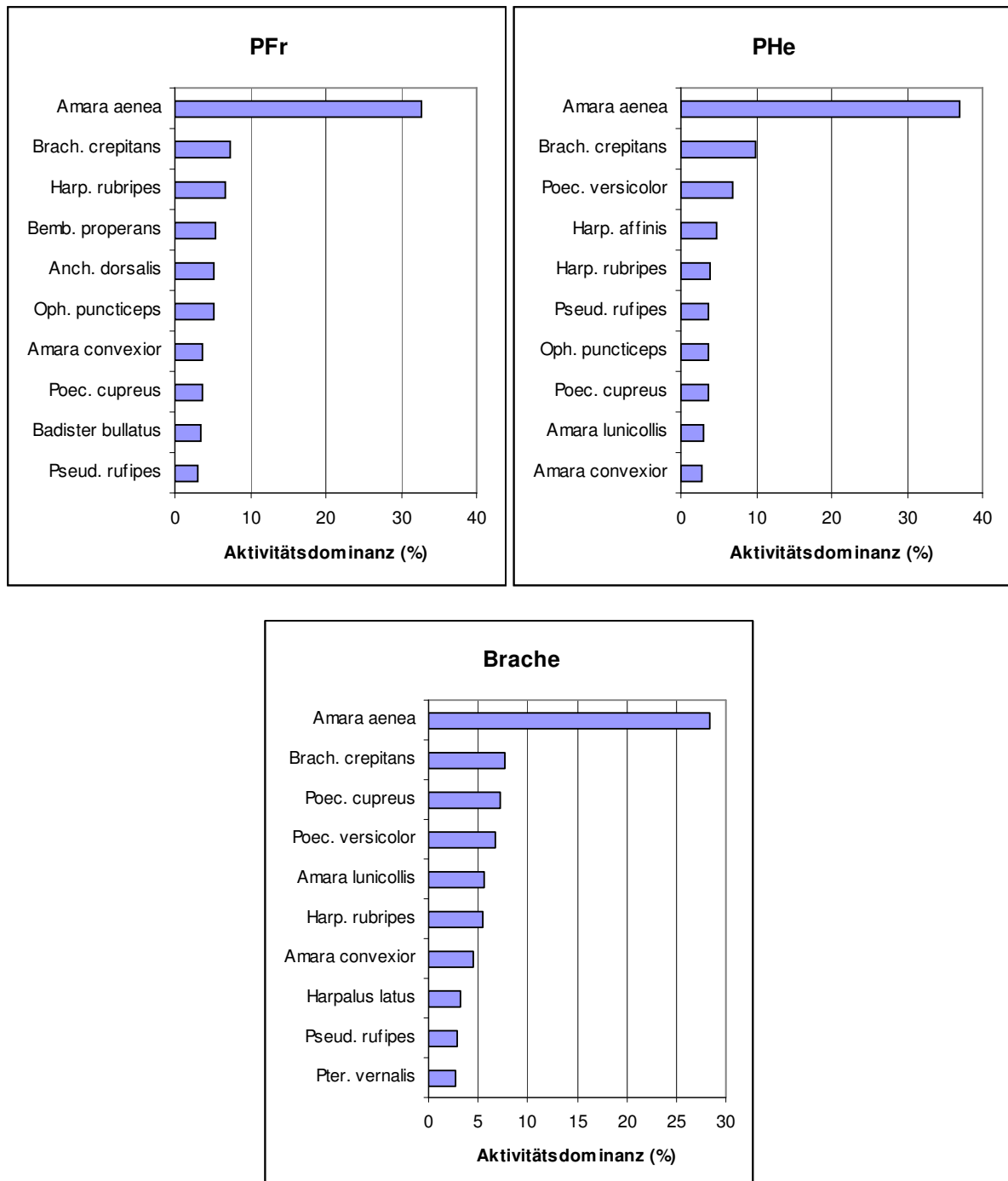


Abb. 21: Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der drei Teilflächen am Standort Schmandberg. Abk.: PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.

Lenzen

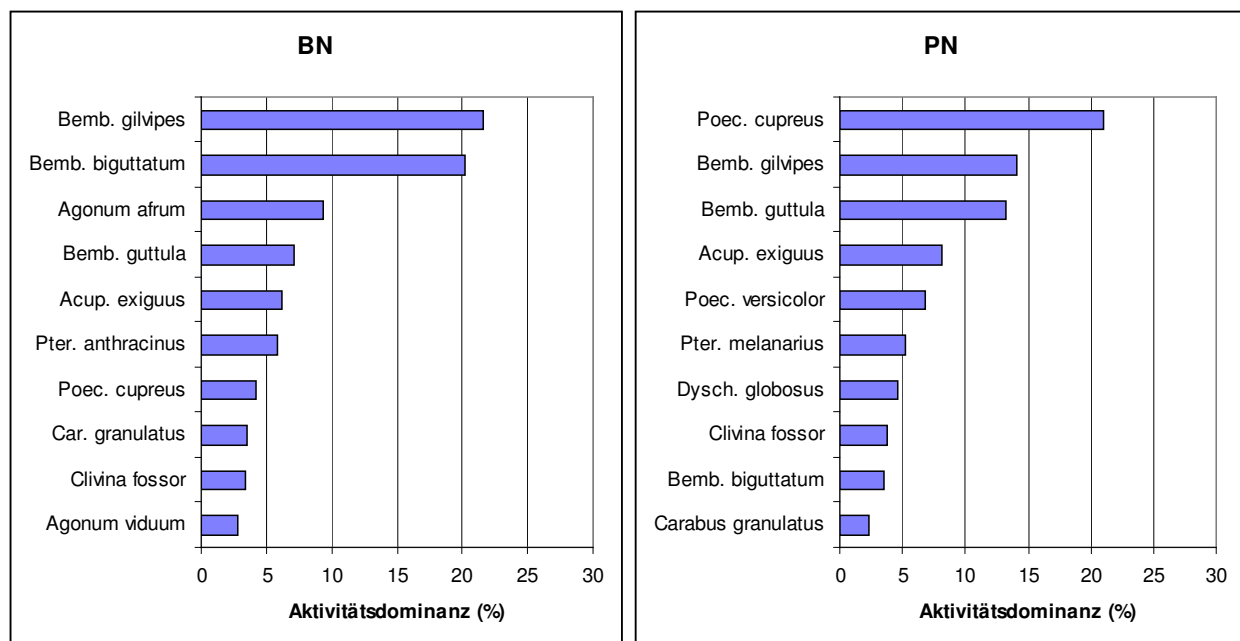
Charakteristisch für das UG Lenzen sind mehrere dominant vorkommende, charakteristische Feuchtgrünlandsarten: *B. guttula*, *B. gilvipes* und *Acupalpus exiguus* (die beiden letzteren überwiegend in den nasseren Bereichen). Daneben dominieren die überall häufig auftretenden eurytopen Offenlandsarten *P. versicolor* (selten auf den nassen Teilflächen), *P. cupreus*

und *Pt. melanarius* (beide selten auf den Brachen). Weiterhin treten gleichmäßig mit geringerer Aktivität *C. fossor*, *Pt. strenuus* und *Pt. vernalis* auf (Abb. 22).

Betrachtet man die einzelnen Nutzungsvarianten genauer, so ergeben sich deutliche Unterschiede in den Dominanzspektren. Durch die **Schweinebeweidung** werden in Lenzen wie auch in der Bruchtaue eine Vielzahl trockenheitsliebender Arten gefördert, z. B. *A. aenea*, *A. similata*, *A. tibialis*, *B. quadrimaculatum*, *Cal. fuscipes*, *H. affinis*, *Microlestes minutulus*, *Ps. rufipes* und *Tr. quadristriatus*. Gleichzeitig nimmt auch bei bestimmten Arten der Feuchtwiesen und Sümpfe die Aktivität zu, z. B. bei *Acupalpus parvulus*, *B. minimum*, *Demetrias monostigma*, *Diachromus germanus* und *Panagaeus cruxmajor*.

Für stenotope Sumpf- und Röhrichtarten sind die Bedingungen auf den **Brachen** (besonders auf der nassen) deutlich günstiger. Dominant kommen hier die Arten *B. biguttatum*, *Ag. afrum*, *Ag. viduum* und *Pt. anthracinus* vor. Habitatspezialisten wie *Anthracus consputus*, *Bad. unipustulatus*, *Demetrias imperialis*, *Oodes helopioides* und *Pt. gracilis* sind ebenfalls hauptsächlich auf der nassen Brachfläche anzutreffen.

Die **Mähwiese** wird vor allem durch das dominante Vorkommen des Goldlaufkäfers (*Car. auratus*) charakterisiert. Insgesamt fallen zudem die geringere Artenzahl und die Dominanz von wenigen Arten auf; Spezialisten sind hier kaum vorhanden.



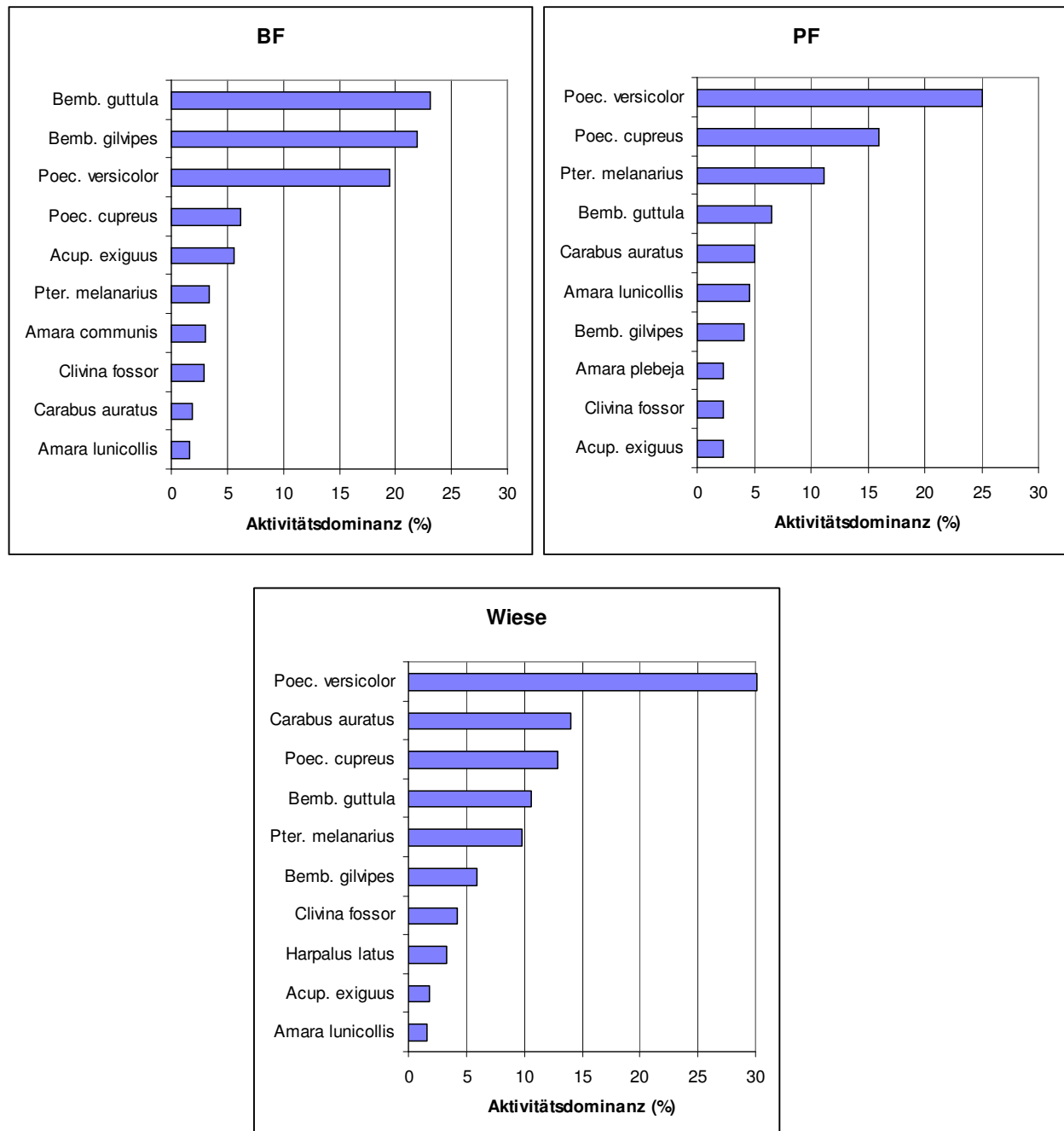


Abb. 22: Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der fünf Teilflächen am Standort Lenzen.

Abk.: BN / PN = Brache / Schweineweide: nasse Teilfläche; BF / PF = Brache / Schweineweide: höhergelegene, frisch-feuchte Teilfläche.

Tieringen

Die Gemeinschaften werden von den eurytopen Offenlandarten *A. communis*, *P. versicolor*, *Pt. melanarius* und *B. lampros* dominiert. Während die erste Präferenzen für die Brache zeigt (eudominantes Auftreten), bevorzugt letzterer die Rinderweide (Abb. 20).

Größere Aktivitätsdominanzen auf der **Schweineweide** haben verschiedene xerothermophile Offenlandsbewohner, wie *A. bifrons*, *A. consularis*, *A. eurynota*, *A. equestris*, *A. familiaris*, *A. similata*, *Br. crepitans*, *Cal. fuscipes*, *Microlestes minutulus*, *Not. aquaticus* und *Tr. quadristriatus*. Eine weitere Gruppe zeigt höhere Aktivitätsdichten auf beiden genutzten Teilflächen. Hierzu zählen *P. cupreus*, *Ps. rufipes* und *H. affinis*.

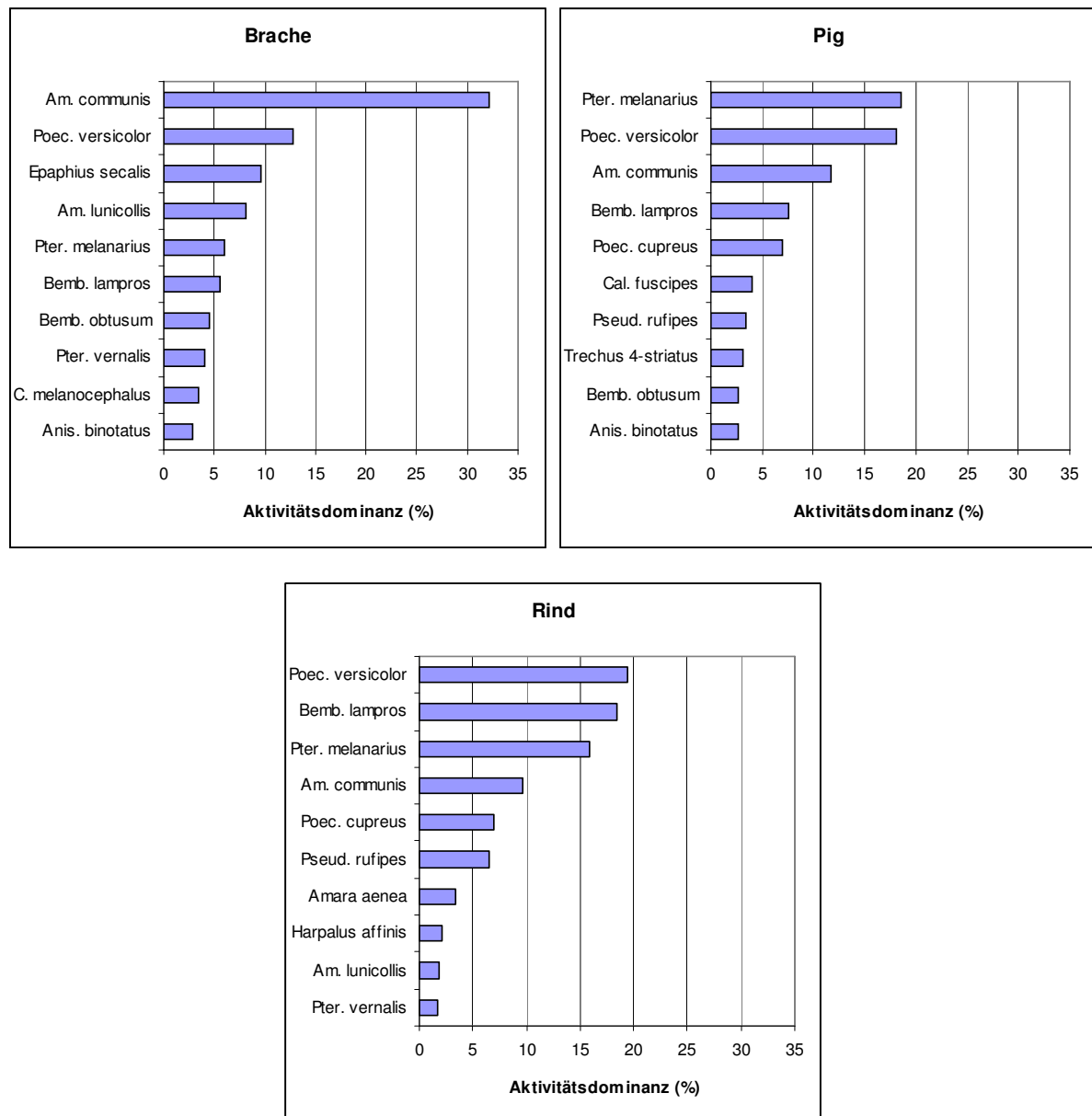


Abb. 23: Dominanzstruktur für die 10 häufigsten Laufkäferarten der drei Teilflächen am Standort Tieringen.

Die vergleichsweise hohen Artenzahlen auf der **Brachfläche** in Tieringen sind aufgrund ihrer eher geringen Größe (<0,25 ha) möglicherweise durch Randeffekte geprägt. Einen Abundanzschwerpunkt im Bereich der Brache zeigen neben der besonders häufigen *A. communis* auch *A. lunicollis*, *Bad. bullatus*, *B. obtusum*, *Cal. melanocephalus*, *C. fossor*, *E. secalis*,

H. latus, *O. arduus*, *Stomis pumucatus*, *Pt. vernalis* und die angetroffenen Arten der Gattung *Carabus*. Ihren Verbreitungsschwerpunkt auf der **Rinderweide** haben einige wenige kleine, hygrophile Arten, wie *B. properans* und *L. pilicornis*, sowie die eher trockenheitsliebende *A. aenea*.

4.2.1.3 Artendiversität

Obgleich die einzelnen Standorte bzgl. der Artendiversität stark differieren, lassen sich hinsichtlich der übergeordneten Nutzungstypen deutliche Unterschiede erkennen. Auf der Schweineweide besteht generell eine höhere Diversität (Abb. 24). Die geringsten Werte sind auf den „normalen“ Wiesen und Weiden zu finden. Die Brachen zeichnen sich durch eine sehr große Schwankungsbreite der Daten aus. Dies dürfte zu einem großen Teil auf die von Randeffekten verursachten hohen Werte am Standort Tieringen zurückzuführen sein.

Dargestellt sind der Shannon- und Margalef-Index, nur für letzteren besteht auch ein signifikanter Unterschied zwischen Schweineweide und konventionell bewirtschaftetem Grünland (ANOVA; $n=15$; $df=2$; $F=10,7$; $p<0,01$; Post-hoc Test: $p<0,05$).

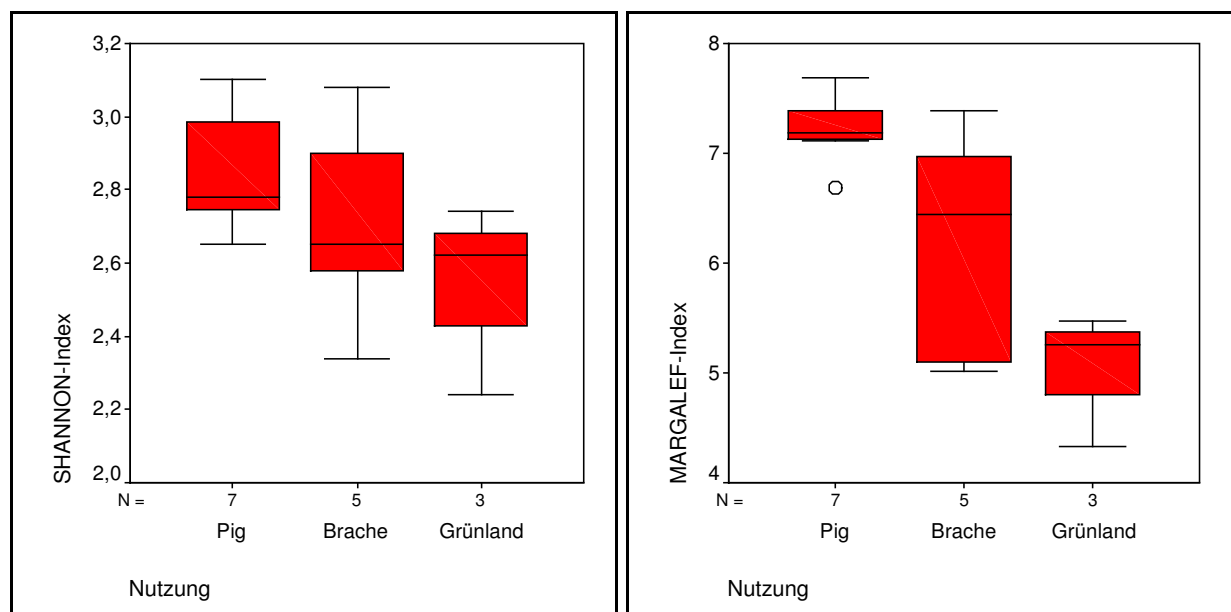


Abb. 24a,b: Box-Plots der Laufkäfer-Artendiversität nach Shannon-Wiener (a.) bzw. Margalef (b.) der einzelnen Nutzungstypen (alle Standorte, $n=15$).

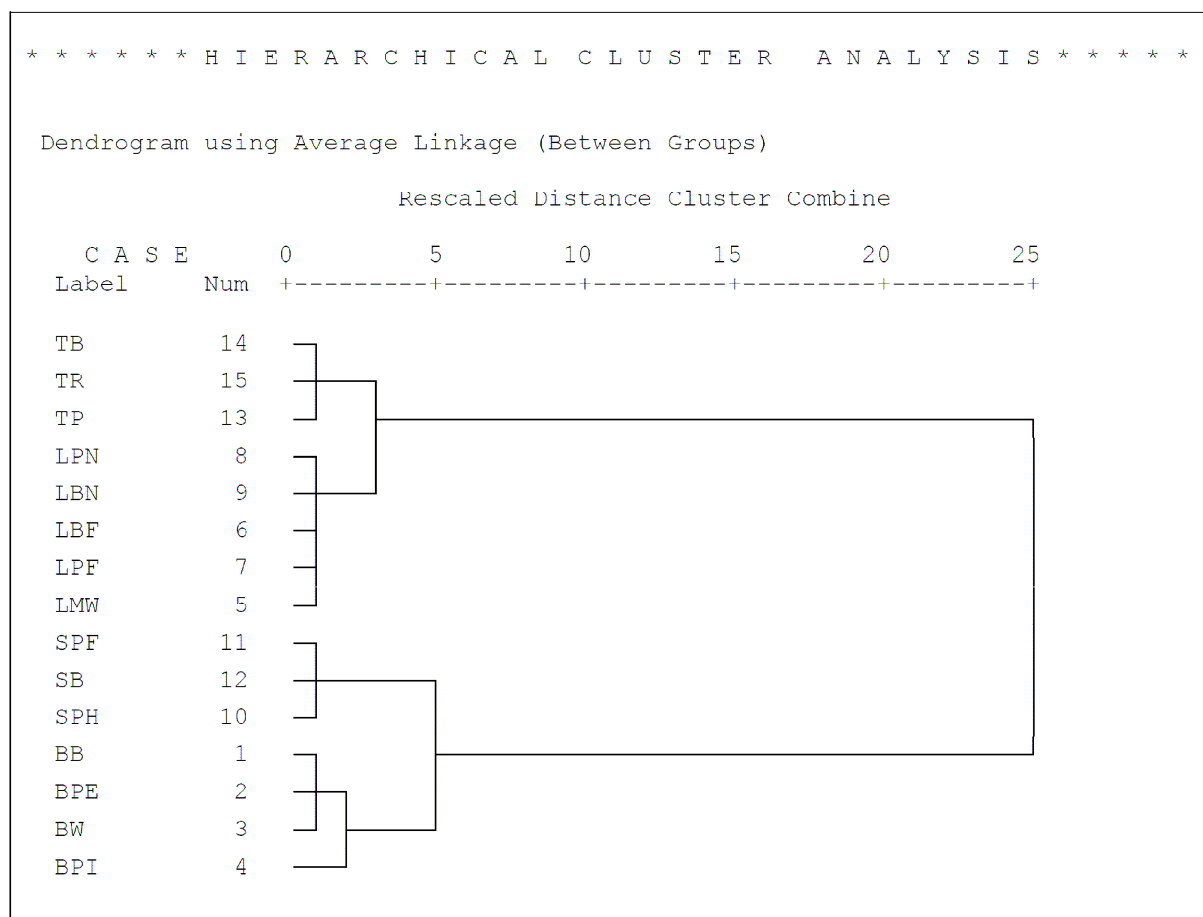
Exemplarisch sind in der folgenden Tabelle die Diversitäten der einzelnen Teilflächen über den gesamten Untersuchungszeitraum am Standort Bruchtaue dargestellt. Der bereits allgemein geschilderte Sachverhalt bzgl. der nutzungsbedingten Diversitätsunterschiede bestätigt sich auch hier.

Tab. 10: Laufkäfer-Artendiversität der einzelnen Teilflächen am Standort Bruchtaue.

Diversitäts-Index	PE	PI	Brache	Weide
Shannon-Wiener	3,08	3,11	3,08	2,62
Margalef	7,12	7,14	6,97	5,26

4.2.1.4 Artenähnlichkeit

Die Unterschiede in der Artenzusammensetzung zwischen den einzelnen Standorten sind weitaus größer als die zwischen den verschiedenen Teilflächen eines Standortes (vgl. Abb. 25). In der Clusteranalyse ergeben sich zwei sehr weit voneinander getrennt liegende Großgruppen, die sich zum einen aus den Standorten Lenzen und Tieringen und zum anderen aus den Standorten in Bellersen (Bruchtaue und Schmandberg) zusammensetzen. Interessanterweise sind die beiden ersten, die standörtlich kaum verschiedener sein könnten (s. Kap. 3), hinsichtlich der Laufkäfer geringfügig ähnlicher als die beiden Gebiete im Weserbergland.

**Abb. 25: Hierarchische Cluster Analyse (Average-Linkage-Verfahren) der Laufkäferzönosen der einzelnen Teilflächen und Standorte.**

Abk. Standorte (1. Buchstabe): B = Bruchtaue; S = Schmandberg, L = Lenzen, T = Tieringen.

Abk. Teilflächen (2. + ggf. 3. Buchstabe): P = Schweineweide, B = Brache, R = Rinderweide, P/BN = nasse Teilfläche, P/BF = frisch-feuchte Teilfläche, MW = Mähwiese, S_PF = Frühjahrsweide, S_PH = Herbstweide, PE = extensiver, im Winter nicht beweidet, PI = intensiver, ganzjährig beweidet, W = Schaf-/Pferdeweide.

Fokussiert man stärker auf die Ähnlichkeiten und Differenzen innerhalb der verschiedenen Standorte, so zeigen sich auch hier klare Unterschiede bzgl. der Nutzungstypen. Exemplarisch wird dies am Bsp. Bruchtaue ausgeführt (Tab. 11). Besonders die Pferde-/Schafweide besitzt ein anderes Artenspektrum. Die Unterschiede zwischen Brache und den Teilflächen der Schweineweide sind hingegen eher gering (Artenidentität >80). Ein differenziertes Bild bietet die Dominanzidentität. Die Pferdeweide besitzt die geringste Übereinstimmung mit den anderen Teilflächen. Die beiden Schweineweiden unterscheiden sich ebenso deutlich von der Brache.

Tab. 11: Ähnlichkeitsindizes nach SÖRENSEN (Artenidentität) bzw. RENKONEN (Dominanzidentität) der Teilflächen am Standort Bruchtaue.

Sørensen – Index				
	PE	PI	Brache	Weide
PE		80,4	84,1	72,3
PI	84,7		80,7	72,9
Brache	68,8	68,3		72,5
Weide	63,9	67,7	55,5	

Renkonen – Index

Für die anderen Standorte kann stichpunktartig festgehalten werden, dass:

- sich am Schmandberg die Gemeinschaften von Schweineweide und Brache auseinanderentwickeln, während sich die beiden Schweineflächen, trotz unterschiedlichem Managements einander angleichen (>80 %),
- in Lenzen die Ähnlichkeiten in erheblichem Umfang vom Bodenfeuchte-Gradienten bestimmt werden (BN zeigt die geringsten Übereinstimmungen mit anderen Teilflächen),
- in Tieringen eine Diversifizierung der Gemeinschaften nur in geringem Maße zu erkennen ist.¹⁰

¹⁰ Hier dürfte die Größe und Lage der Brache eine wichtige Rolle spielen (vgl. Kap. 3).

4.2.1.5 Ökologische Ansprüche

Der räumliche Vergleich der ökologischen Anspruchstypen erfolgt exemplarisch am Standort Bruchtaue (Abb. 26), wichtige Ergebnisse der anderen Standorte sind weiter unten aufgeführt. Insgesamt sind bzgl. der nachgewiesenen Arten nur geringe Unterschiede zu konstatieren: Die **Schweineweiden** beherbergen mehr xerophile und Uferarten, dagegen ist der Anteil waldbewohnender Laufkäfer auf der **Brache** am höchsten. Auf der ganzjährig genutzten Schweineweide (PI) ist der Anteil an hygrophilen Waldarten höher bei gleichzeitig weniger Uferarten (im Vergleich zu PE).

Betrachtet man darüber hinaus die Anteile der Individuenzahlen, so zeigen sich zwischen beiden Varianten der **Schweinebeweidung** (PI, PE) praktisch keine Unterschiede. Auch auf der **Schaf-/Pferdeweide** sind die Anteile der dominanten Anspruchstypen sehr ähnlich (Abb. 26). Die mesophilen und hygrophilen Offenlandsarten stellen hier 80 % der gefangenen Tiere. Es fehlen aber auf der Referenzfläche Uferbewohner und xerophile Arten; gleichzeitig sind weniger euryöke und mehr Feuchtwaldarten (*Patr. atrorufus*, s.o.) anzutreffen. Auf der **Brache** fällt in erster Linie der größere Anteil an Feuchtwaldarten ins Auge – dafür sind weniger mesophile Waldbewohner und praktisch keine xerophilen Käfer vorhanden.

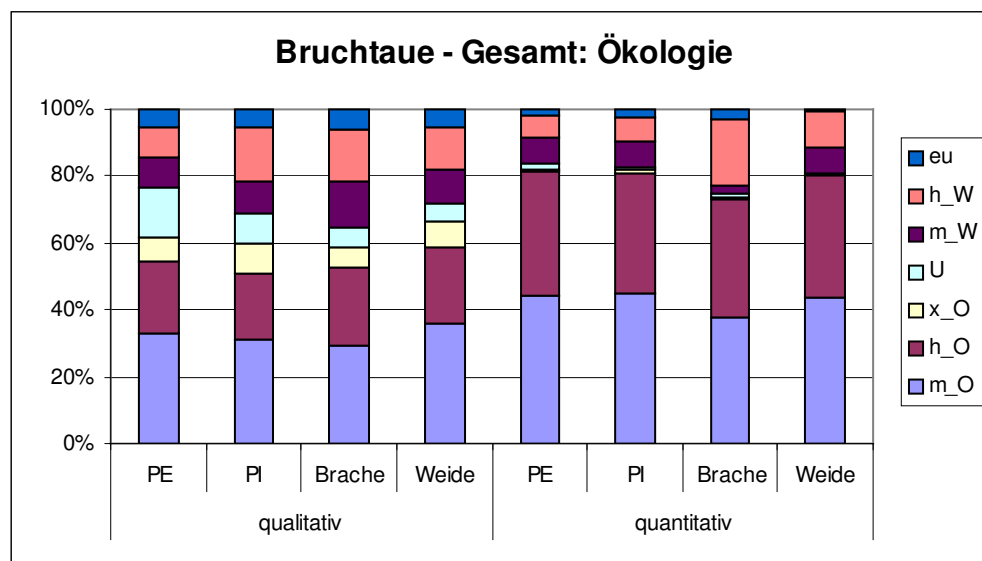


Abb. 26: Ökologische Ansprüche der Laufkäfer-Arten (qualitativ) bzw. -Individuen (quantitativ) am Standort Bruchtaue.

Abk.: B = Brache; PE = Schweineweide: extensiver, im Winter unbeweidet; PI = Schweineweide: intensivere, ganzjährige Beweidung; Weide = Schaf- bzw. Pferdekoppel; m_O = mesophile Offenlandsart, h_O = hygrophile O., x_O = xerophile O., U = Uferart, m_W = mesophile Waldart, h_W = hygrophile W., eu = euryöke Art.

Für die übrigen Standorte werden die wichtigen quantitativen Unterschiede im Folgenden kurz wiedergegeben.

Schmandberg:

- Dominiert von xerophilen (und mesophilen) Offenlandsbewohnern,
- Brache zeigt geringeren Anteil xerophiler Arten und mehr euryöke und hygrophile Arten,
- geringe Unterschiede zwischen den beiden Schweineweiden; aber Herbstweide mit geringerem Anteil xerophiler und Waldarten – bei mehr euryöken Arten.

Lenzen:

- Deutlicher Einfluss von Bodenfeuchtegradient und Nutzungsunterschieden,
- Brachen mit höherem Anteil hygrophiler Arten (überwiegend Offenland); Schweineweiden mit mehr mesophilen und xerophilen Arten,
- nasse Teilflächen (BN, PN) mit höherem Anteil hygrophiler Arten; trockene (BF, PF) mit mehr euryöken Arten,
- Mähwiesen mit weniger Anspruchstypen als die ansonsten vergleichbare PF: xerophile Arten sowie Ufer- und Feuchtwaldbewohner sind hier kaum anzutreffen.

Tieringen:

- Dominiert von mesophilen Offenlandsarten, kaum Waldbewohner,
- kaum Unterschiede zwischen Rinder- und Schweineweide,
- Brache mit höherem Anteil hygrophiler Offenlandsbewohner sowie euryöker Arten; weniger xerophilen Arten.

4.2.2 Zeitliche Entwicklung

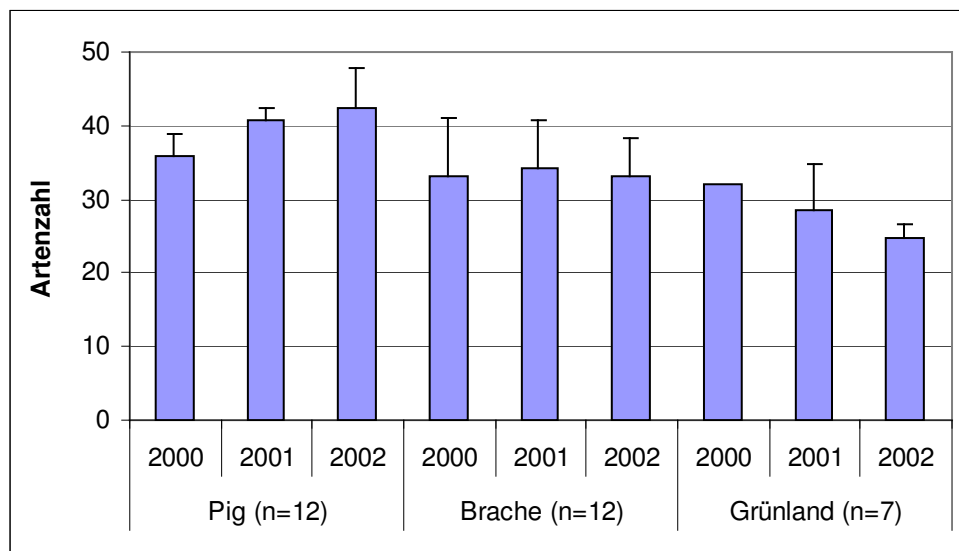
In zweiten Teilkapitel des Hauptteils der Arbeit steht die zeitliche Veränderung der Artengemeinschaften im Fokus. Hierzu werden die Punkte:

- Arten- und Individuenzahlen (Kap. 4.2.2.1)
- Einzelarten (Kap. 4.2.2.2)
- Artendiversität (Kap. 4.2.2.3)
- Multivariate Auswertung der Einflussfaktoren (Kap. 4.2.2.4)

betrachtet. Die Kapitel zu Einzelarten und der multivariaten Auswertung stellen die einzelnen Standorte in den Mittelpunkt. Ansonsten erfolgt auch hier wieder zuerst die Behandlung der Nutzungstypen, bevor die Standorte mit ihren Teilflächen näher beschrieben werden.

4.2.2.1 Arten- und Individuenzahlen

In den Abb. 27a und b ist die zeitliche Entwicklung der Arten- und Individuenzahlen auf den verschiedenen Nutzungstypen dargestellt. Es fällt auf, dass die Individuenzahlen sehr großen Schwankungen unterworfen sind (Standardabweichung) und über die Jahre keinem einheitlichen Trend folgen. Demgegenüber ist auf den Schweineweiden unabhängig von den Standorten eine kontinuierliche Zunahme der Artenzahl festzustellen – im Mittel um 6,5 Arten. Während auf der Brache die Artenzahl weitgehend konstant bleibt, fällt sie auf den Referenzgrünlandflächen um im Durchschnitt über 7 Arten.



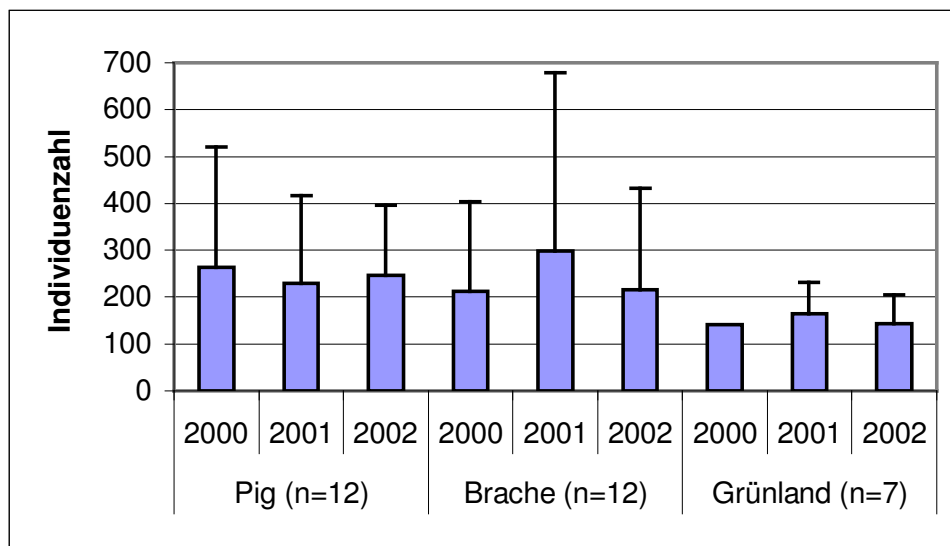


Abb. 27a,b: Zeitliche Entwicklung der Gesamt-Arten und Gesamt-Individuenzahlen (standardisiert auf je 100 Fallentage) auf den einzelnen Teilflächen, getrennt nach Nutzungstyp (mit Standardabweichung). Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

4.2.2.2 Entwicklungstrends der Einzelarten

Dieser Abschnitt beleuchtet die Frage, wie sich die Aktivitätsdominanzen der einzelnen Arten im Untersuchungszeitraum entwickelt haben. Hierzu wurden die Jahresfänge untereinander verglichen (U-Test). In den Tab. 12 bis Tab. 15 sind für regelmäßig anzutreffende Arten (> 5 Ind.) der verschiedenen Standorte Trendangaben dargestellt.¹¹

Bruchtaue

Innerhalb der drei Untersuchungsjahre ergeben sich bei einzelnen Arten je nach untersuchter Teilfläche mitunter signifikante Änderungen der Aktivitätsdominanz (vgl. Tab. 12). Von der **Schweinebeweidung** „profitieren“ z. B. *Ag. sexpunctatum*, *As. flavipes*, *D. globosus*, *Car. granulatus*, *Pt. anthracinus*, *Pt. niger* oder *Pan. cruxmajor*. Ein Rückgang konnte bei *A. plebeja* und *A. communis* beobachtet werden. Auf der **Brache** stieg die Aktivität von z. B. *B. biguttatum*, *B. guttula*, *B. mannerheimii*, *E. secalis* und *Patr. atrofus*. Rückläufig waren eher anspruchslose Offenlandsarten wie *P. cupreus*, *P. versicolor*, *B. lampros* und *B. properans*. Letztere Art nahm auf der **Pferdeweide** an Häufigkeit deutlich zu – seltener wurde *Patr. atrofus*. Mehrere Arten wurden unabhängig von der jeweiligen Nutzung signifikant häufiger (z. B. *C. fossor*) bzw. seltener (z. B. *Anis. binotatus*).

¹¹ Arten, bei denen sich keine Änderungen oder uneinheitliche Trends ergaben, sind in den Tabellen nicht enthalten.

Tab. 12: Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Bruchtaue – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt).

Abk.: ↑ = sehr starke Zunahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬆ = Zunahme (>50 %), ⇔ = konstant, ↓ = sehr starke Abnahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬇ = Abnahme (>50 %), ~ = keine Einstufung möglich, - = Art kommt nicht vor. Signifikanzniveaus (p) nach Mann-Whitney U-Test.: ***<0,001; **<0,01; *<0,05. Teilflächen: PE = Schweineweide extensiver, im Winter unbeweidet; PI = intensiver, ganzjährig beweidet; B = Brache; W = Schaf-/Pferdeweide.

Artname	PE	PI	B	W	Artname	PE	PI	B	W
Arten mit genereller Zunahme									
Clivina fossor	↑	↑*	↑**	↑	Bemb. quadrimaculatum	⬆	⇔	⬆	⬆
Pterostichus strenuus	⇔	⬆	↑	⬆	Agonum viduum	↑**	⬆	↑	-
Clivina collaris	⬆**	⬆	↑*	-	Blemus discus	⬆	⬆	⬆	~
Loricera pilicornis	⬆	⬆	⬆	↑					
Arten mit genereller Abnahme									
Anisodactylus binotatus	⬇**	⬇***	⬇*	⬇**	Cal. melanocephalus	⬇	~	⬇	-
Nebria brevicollis	⬇*	⬇	⬇*	⬇***	Amara aenea	⬇	~	~	⬇
Pseudophonus rufipes	⬇*	⬇***	⬇	~					
Arten mit Zunahme auf den Schweineweiden									
Asaphidion flavipes	↑**	↑**	⬇	⬆	Carabus nemoralis	⬆	⬆	-	~
Dyschirius globosus	⇔	↑*	⇔	⬇	Bembidion varium	⬆	-	-	-
Carabus granulatus	⇔	↑*	⬇***	⬇*	Dyschirius luedersi	⬆	~	-	-
Agonum muelleri	⬆**	⬇**	⬇***	⬇**	Oodes helopioides	⬆	-	⇔	-
Pter. anthracinus	⬆**	⇔	⬇***	⇔	Stomis pumicatus	⬆	-	⇔	-
Pterostichus niger	⬆*	⬆*	⇔	⬇	Bemb. semipunctatum	⬆	-	-	-
Agonum sexpunctatum	↑***	⬆**	⬆	⬆	Bembidion dentellum	⬆	-	-	-
Panagaeus cruxmajor	⬆	⬆	⬇*	-	Amara aulica	~	⬆	-	-
Arten mit Abnahme auf den Schweineweiden									
Amara communis	⬇*	⬇***	⇔	⬆	Amara similata	⬇	~	~	-
Amara plebeja	⬇*	⬇***	⇔	~					
Arten mit Zunahme auf der Brache									
Bembidion biguttatum	⇔	-	↑*	-	Amara lunicollis	⬇	⬇*	⬆	~
Bembidion guttula	~	-	↑*	-	Harpalus latus	⬇	⇔	⬆	-
Epaphius secalis	⬇	⬆	↑	~	Bemb. mannerheimii	-	~	⬆*	-
Patrobus atrorufus	⬇**	⇔	↑***	⬇***	Leistus terminatus	-	~	⬆	-
Arten mit Abnahme auf der Brache									
Bembidion lampros	⇔	⇔	⬇**	⇔	Pterostichus nigrata	⬆***	⬆	⬇**	~
Poecilus cupreus	⇔*	⇔*	⬇***	⇔	Cychrus caraboides	-	~	⬇*	-
Poecilus versicolor	⬇	⇔	⬇*	⬇*					
Arten mit Zunahme auf der Pferde-/Schafweide									
Bembidion properans	⬇	⬇*	⬇***	↑***	Trechoblemus micros	-	-	-	⬆
Trechus quadristriatus	⇔	⬇**	⬆	⬆					

Schmandberg

Am Schmandberg zeigen eine Vielzahl von Arten signifikante Veränderungen des Bestands. Eine Zunahme auf beiden **Schweineweiden** war bei *Ps. rufipes*, *Pt. vernalis* und *Call. lunatus* zu beobachten. Auf PFr wurden z. B. *Ag. sexpunctatum*, *Anch. dorsalis*, *B. lampros* signifikant häufiger; auf PHe nahmen *Cic. campestris*, *H. signaticornis*, *P. versicolor* und *Anis. binotatus*. Ein Rückgang auf PHe erfolgte bei *A. montivaga*, *Bad. bullatus* und *Car. granulatus*. Von der **Verbrachung** profitieren mehrere Arten: insbesondere *H. latus* und *A. communis*. Einige Arten zeigen unabhängig von der jeweiligen Nutzung signifikante Änderungen der Aktivität, z. B. *A. convexior*, *P. cupreus* oder *H. rubripes* (vgl. Tab. 13).

Tab. 13: Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Schmandberg – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt).

Abk.: ↑ = sehr starke Zunahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬆ = Zunahme (>50 %), ↔ = konstant, ↓ = sehr starke Abnahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬇ = Abnahme (>50 %), ~ = keine Einstufung möglich, - = Art kommt nicht vor. Signifikanzniveaus (p) n. Mann-Whitney U-Test.: ***<0,001; **<0,01; *<0,05. Teilflächen: PFr = Frühjahrs-Schweineweide; PHe = Herbst-Schweineweide; B = Brache.

Artname	PFr	PHe	B	Artname	PFr	PHe	B
Arten mit genereller Zunahme							
<i>Amara convexior</i>	⬆**	⬆**	⬆*	<i>Amara lunicollis</i>	-	⬆	⬆**
<i>Nebria brevicollis</i>	~	⬆*	⬆				
Arten mit genereller Abnahme							
<i>Harpalus rubripes</i>	⬇**	⬇	⬇**	<i>Carabus nemoralis</i>	⬇	~	⬇
<i>Poecilus cupreus</i>	⬇	⬇*	⬇	<i>Carabus convexus</i>	⬇	~	⬇
<i>Badister sodalis</i>	↔	⬇	⬇	<i>Ophonus azureus</i>	⬇	↔	⬇
Arten mit Zunahme auf den Schweineweiden							
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	⬆***	⬆**	↔	<i>Callistinus lunatus</i>	⬆*	⬆	-
<i>Pterostichus vernalis</i>	⬆*	⬆*	↔				
Arten mit Zunahme auf der Frühjahrsweide							
<i>Agonum sexpunctatum</i>	⬆*	~	-	<i>Abax ovalis</i>	⬆	~	-
<i>Anchomenus dorsalis</i>	⬆*	↔	↔	<i>Ophonus puncticeps</i>	⬆	↔	↔
<i>Bembidion lampros</i>	⬆***	↔	~				
Arten mit Zunahme auf der Herbstweide							
<i>Poecilus versicolor</i>	⬇*	⬆***	↔	<i>Agonum muelleri</i>	-	⬆	~*
<i>Harpalus signaticornis</i>	~	⬆*	-	<i>Amara familiaris</i>	↔	⬆	⬇
<i>Anisodactylus binotatus</i>	↔	⬆*	⬇	<i>Amara similata</i>	~	⬆	↔
<i>Cicindela campestris</i>	~	⬆*	-				
Arten mit Abnahme auf der Herbstweide							
<i>Amara montivaga</i>	↔	⬇	↔	<i>Carabus granulatus</i>	↔	⬇	~
<i>Badister bullatus</i>	↔	⬇	↔				
Arten mit Zunahme auf der Brache							
<i>Harpalus latus</i>	↔	↔	⬆**	<i>Cal. melanocephalus</i>	-	~	⬆
<i>Brachinus crepitans</i>	↔	⬇*	⬆	<i>Notiophilus palustris</i>	~	-	⬆
<i>Ophonus rufibarbis</i>	↔	~	⬆	<i>Amara communis</i>	~	↔	⬆**
<i>Abax parallelepipedus</i>	⬇	-	⬆	<i>Bemb. quadrimaculatus</i>	-	~*	⬆
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	⬇	↔	⬆	<i>Cychrus caraboides</i>	-	~	⬆
Arten mit Abnahme auf der Brache							
<i>Amara aenea</i>	↔**	↔	⬇**	<i>Carabus coriaceus</i>	↔	↔	⬇
<i>Amara aulica</i>	↔	~	⬇				

Lenzen

Signifikante Trends, die sich auf den Nutzungstyp zurückführen lassen, sind auf den von kleinräumigen standörtlichen Unterschieden geprägten Flächen nur in wenigen Fällen zu erkennen. Als Profiteure der **Schweinebeweidung** können die leicht xerophilen Arten *Ps. rufipes* und *H. affinis* gelten. Eine geringere Aktivität zeigten hier *P. cupreus*, *A. aenea* und *B. properans*. Zunahmen auf der **Brache** erzielten *Pt. strenuus* und *Pt. nigrita*, seltener waren *Ag. viduum* und *P. versicolor*. Auf der Wiese wurde *P. cupreus* signifikant häufiger und *C. fossor* seltener.

Häufiger sind Änderungen im Dominanzspektrum entlang des Feuchtegradienten. So wurden auf den nassen Flächen häufiger: *Ag. afrum*, *Pt. anthracinus*, *Pt. gracilis*; im frisch-feuchten: z. B. *Pt. melanarius*, *Am. communis* oder *Car. granulatus*. Auch in Lenzen wurden mehrere Arten unabhängig von Nutzung oder Bodenfeuchte generell häufiger oder seltener (z. B. *A. lunicollis*, *A. plebeja*, *Ac. exiguus*, *B. guttula*).

Tab. 14: Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Lenzen – getrennt nach Teilflächen (Einzelnachweise <5 Ind. sind nicht berücksichtigt).

Abk.: ↑ = sehr starke Zunahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬆ = Zunahme (>50 %), ↔ = konstant, ⬇ = sehr starke Abnahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬇ = Abnahme (>50 %), ~ = keine Einstufung möglich, - = Art kommt nicht vor. Signifikanzniveaus (p) n. Mann-Whitney U-Test.: ***<0,001; **<0,01; *<0,05. Teilflächen: P/BN = nass; P/BF = frisch-feucht; P = Schweineweide; B = Brache; MW = Wiese.

	BN	BF	PN	PF	MW		BN	BF	PN	PF	MW
Arten mit genereller Zunahme											
<i>Amara lunicollis</i>	-	↑	↑	↑	↑	<i>Bemb. biguttatum</i>	↑	~	↑	↑	=
<i>Amara plebeja</i>	~	↑	↑*	↑*	=						
Arten mit genereller Abnahme											
<i>Bembidion guttula</i>	↓	↓	↓**	↓	↓	<i>Pter. vernalis</i>	↓	=	↓	↓	=
<i>Acupalpus exiguus</i>	=	↓	↓**	↓	=						
Arten mit Zunahme auf der Schweineweide											
<i>Pseud. rufipes</i>	~	↓	↑	↑**	~	<i>Loricera pilicornis</i>	=	~	↑	~*	=
<i>Harpalus affinis</i>	-	-	~	↑**	-	<i>Anisod. binotatus</i>	-	~	↑	=	-
<i>Chlaenius nigricornis</i>	~	-	↑	=	-						
Arten mit Abnahme auf der Schweineweide											
<i>Amara aenea</i>	-	-	~	↓	-	<i>Bemb. properans</i>	~	~	=	↓	
Arten mit Zunahme auf der Brache											
<i>Pter. strenuus</i>	↑	↑	=	=	=	<i>Pterostichus nigrita</i>	↑	-	~	~	-
Arten mit Abnahme auf der Brache											
<i>Poecilus versicolor</i>	↓	↓	=**	~	=	<i>Agonum viduum</i>	↓	-	~	=	-
Arten mit Zunahme auf der Mähwiese						Arten mit Abnahme auf der Mähwiese					
<i>Poecilus cupreus</i>	↓	↓	↓**	↓	↑*	<i>Clivina fossor</i>	=	↑**	↑	~**	↓*

Tieringen

Die größte Gruppe von Arten zeigt in Tieringen eine signifikante Zunahme der Aktivität auf der **Schweineweide**. Hierzu zählen z. B. mehrere Arten der Gattung *Amara*, *Pt. ovoideus*, *Ps. rufipes* und *Anis. binotatus*. Deutlich seltener werden *Tr. quadristriatus* und *P. versicolor*. Eine signifikante Zunahme auf der **Brache** verzeichneten *Pt. strenuus* und *A. lunicollis* – einen Rückgang *A. communis*, *Car. violaceus* und *L. pilicornis*. Generell häufiger wurde z. B. *E. secalis*, seltener *P. cupreus* und *B. lampros*.

Tab. 15: Entwicklung der Aktivitätsdominanz von 2000-2002 der einzelnen Arten am Standort Tieringen – getrennt für die Teilflächen Schweineweide und Brache (Einzelnachweise sind nicht berücksichtigt). Angabe der Ergebnisse des Mann-Whitney U-Tests.

Abk.: ↑ = sehr starke Zunahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬆ = Zunahme (>50 %), ⇔ = konstant, ↓ = sehr starke Abnahme (in beiden Jahren, > 200 %), ⬇ = Abnahme (>50 %), ~ = keine Einstufung möglich, - = Art kommt nicht vor. Signifikanzniveaus (p) nach Mann-Whitney U-Test.: ***<0,001; **<0,01; *<0,05. Teilflächen: P = Schweineweide; B = Brache.

Artname	P	B	Artname	P	B
Arten mit genereller Zunahme					
Epaphius secalis	↑***	↑***	Carabus monilis	⬆	⬆**
Amara aenea	⬆*	⬆			
Arten mit genereller Abnahme					
Poecilus cupreus	⬇***	⬇**	Bembidion lampros	⬇**	⬇***
Bembidion obtusum	⬇*	⬇*			
Arten mit Zunahme auf den Schweineweiden					
Amara familiaris	↑***	⇔	Harpalus affinis	⬆	~
Amara ovata	⬆	~	Ophonus ardosiacus	⬆	⇔
Amara aulica	⬆**	⇔	Anisodactylus binotatus	⬆**	⬇***
Amara bifrons	⬆***	~	Pseudoophonus rufipes	⬆**	⇔*
Amara similata	⬆*	⇔	Amara consularis	⬆	-
Pterostichus ovoideus	⬆*	⬇			
Arten mit Abnahme auf den Schweineweiden					
Amara nitida	⬇	~	Poecilus versicolor	⬇***	⇔*
Trechus quadristriatus	⬇**	⇔			
Arten mit Zunahme auf der Brache					
Pterostichus strenuus	~	↑*	Harpalus latus	-	⬆
Badister bullatus	⇔	⬆	Amara lunicollis	⇔	⬆*
Arten mit Abnahme auf der Brache					
Nebria brevicollis	⇔	⬇	Amara communis	⇔	⬇**
Loricera pilicornis	-	⬇*	Calathus fuscipes	⇔*	⬇
Carabus violaceus	~	⬇**			

4.2.2.3 Arten-Turnover

Nutzungstyp

Die Ausgangshypothese, dass es sich bei Schweineweiden um dynamischere Lebensräume mit einem höheren Arten-Turnover als bei den Vergleichsnutzungen handelt, bestätigt sich nicht. Vielmehr kommt es über den gesamten Untersuchungszeitraum zu einem signifikant höheren Artenwechsel auf den Brachen (Abb. 28, ANOVA; $n=15$; $df=2$; $F=5,32$; $p<0,05$). Zwischen den Schweineweiden und konventionell genutztem Grünland konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Post-hoc Test; $p>0,8$).

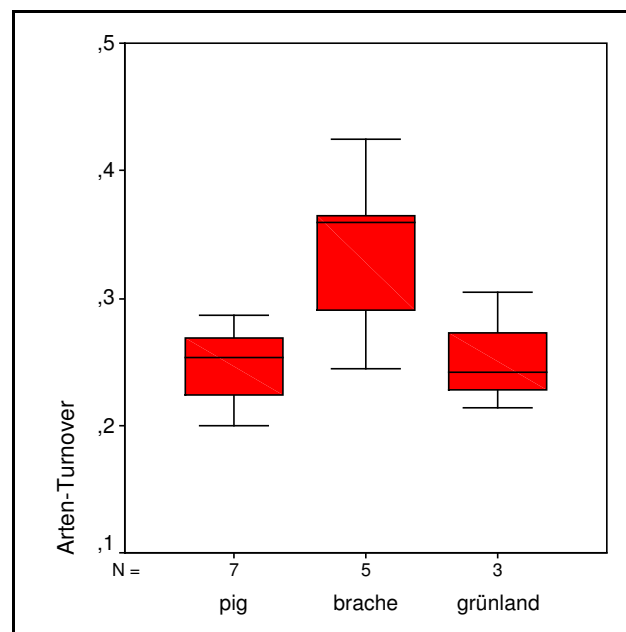


Abb. 28: Box-Plots des Arten-Turnovers von 2000 nach 2002 in den einzelnen Nutzungstypen an vier Standorten ($n=15$).

Standort

Die Turnover-Raten entlang des zeitlichen Gradienten sind exemplarisch für den Standort Bruchtaue in der folgenden Tabelle dargestellt, da hier mit den Daten von Kreyer (2000) aus 1999 ein längerer Zeitraum betrachtet werden kann. Folgende Aussagen lassen sich hieraus entnehmen:

- Zwischen beiden Schweineflächen besteht zu Beginn eine hohe Übereinstimmung, die im 2. Jahr sogar noch zunimmt.
- Grundsätzlich werden die Artengemeinschaften aller Teilflächen im Verlauf des Projekts unähnlicher (zwischen PI und B bzw. PI und W sind die Änderungen allerdings gering).

- Sehr geringe Änderungen ergeben sich auf der konventionellen Weide – die größten auf der Brache (auch in Lenzen sind die Änderungen auf der Brache deutlich größer als auf der Schweineweide).
- Auf PI verschiebt sich das Artenspektrum stärker zwischen 1. und 2. Jahr; auf der Brache zwischen 2. und 3. Jahr. Auf PE und der Weide sind die Unterschiede zwischen den Jahren weniger ausgeprägt.
- Unter Berücksichtigung der Daten von Kreyer (2000) zeigen sich zwischen 1999 und 2000 die größten Verschiebungen (Tab. 16).

Tab. 16: Turnover-Raten zwischen den Untersuchungsjahren (zeitlicher Gradient) am Standort Bruchtaue (höchste Werte sind grau hinterlegt).

	PE_99	PE_00	PE_01	PE_02
PE_02	0,342	0,264	0,218	
PE_01	0,318	0,175		
PE_00	0,242			
PE_99				

	PI_99	PI_00	PI_01	PI_02
PI_02	0,278	0,273	0,194	
PI_01	0,227	0,256		
PI_00	0,232			
PI_99				

	B_99	B_00	B_01	B_02
B_02	0,443	0,360	0,288	
B_01	0,345	0,167		
B_00	0,333			
B_99				

	W_99	W_00	W_01	W_02
W_02	0,250	0,214	0,269	
W_01	0,364	0,233		
W_00	0,375			
W_99				

4.2.2.4 Multivariate Auswertung

Die Zusammenhänge bzw. Unterschiede zwischen den umfangreichen Daten der Bodenfallenfänge und den zahlreichen Umweltparametern lassen sich mit den Methoden der beschreibenden und bivariaten Statistik nicht hinreichend genau erklären. Hingegen bietet die multivariate Statistik die Chance, auch komplexe, vieldimensionale Datenmengen auf wenige Dimensionen zu reduzieren und anhand der graphischen Darstellung besser bestimmte Muster, Strukturen oder Abhängigkeiten zu erkennen. Eine Erläuterung der Ordinations-Methode und der Fachausdrücke ist dem Kap. 4.1.3 zu entnehmen.

Nutzungstyp

Das Ordinationsdiagramm aller Jahresfänge zeigt sehr deutlich, dass die Zusammensetzung der Gemeinschaften im Wesentlichen von den Standorten bestimmt wird (Abb. 29). Im Grunde gelingt es den beiden Achsen sehr gut, die vier Untersuchungsstandorte zu separieren (wenige Ausreißer vom UG Lenzen). Gliedert man hingegen die Jahresfallenfänge nach dem beprobten Nutzungstyp auf, so ergeben sich keine gerichteten Entwicklungen im Verlauf der drei untersuchten Jahre (ohne Abb., s. auch Kap. 5.2.1).

Für die Betrachtung hinsichtlich standörtlicher Differenzen reichen bereits zwei Achsen aus, um 97 % der Datenvarianz zu erklären. In 76 Iterationen pendelt sich der verbleibende Stress für eine 2-dimensionale Lösung bei 7,28 mit einer Instabilität von $3,0 \cdot 10^{-5}$ aus. Die 1. Achse erklärt knapp 78 % der Datenmenge und korreliert mit standörtlich-bodenkundlichen Parametern, v. a. positiv mit dem Wassergehalt ($r^2=0,71$).¹² Dieser Feuchtegradient lässt sich an der Lage der Untersuchungsstandorte gut nachvollziehen – Bruchtaue und Lenzen gruppieren sich im rechten Teil des Diagramms. Letzterer ist aufgrund der standörtlichen Heterogenität (unterschiedliche Höhenlage des Auengrünlands) stärker entlang der 1. Achse aufgespannt als etwa die Bruchtaue.

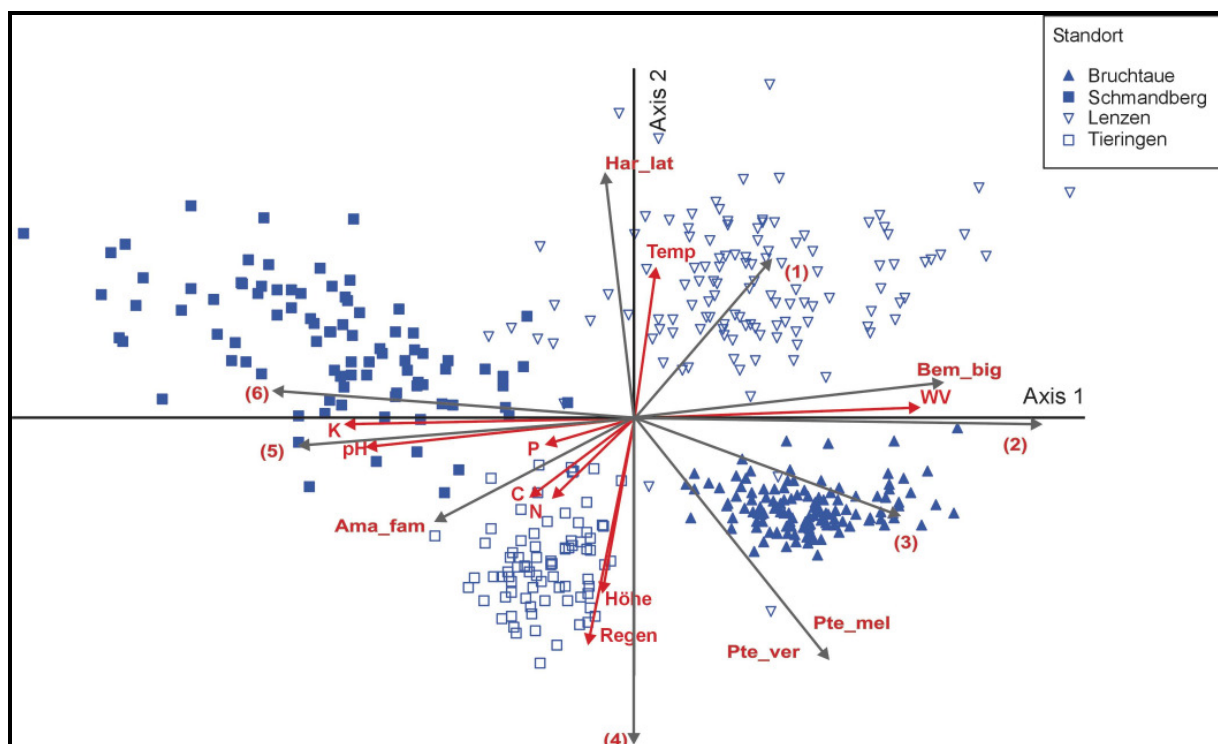


Abb. 29: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge an allen Standorten (n=410). Transformation der Daten mit BEALS Smoothing (vgl. Kap. 4.1.3). Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2)>0,5.

Abk. Boden- und Standortparameter: WV = Wasservolumen (%); K = Kalium-Gehalt; P = Phosphor-Gehalt; C = Kohlenstoff-Gehalt; N = Stickstoff-Gehalt pH = pH-Wert; Höhe = Höhe ü. NN; Regen = Jahresniederschlagssumme; Temp = Jahresmitteltemperatur. Laufkäferarten: (1) = *Ac. exiguus*, *B. guttula*, *B. gilvipes*; (2) = *Ag. viduum*, *C. fossor*, *Car. granulatus*, *D. globosus*, *Oodes helopioides*, *Pt. anthracinus*, *Pt. nigrita*, *Pt. strenuus*; (3) = *As. flavipes*, *B. tetracolum*, *C. collaris*, *L. pilicornis*, *Patr. atrorufus*, *Pt. niger*; (4) = *A. communis*, *Anis. binotatus*, *B. lampros*, *E. secalis*, *N. brevicollis*, *Tr. quadristriatus*; (5) = *A. aulica*, *Cal. fuscipes*, *Ps. rufipes*; (6) = *A. aenea*, *A. convexior*, *Anch. dorsalis*, *Bad. bullatus*, *Br. crepitans*, *H. affinis*, *H. rubripes*, *O. puncticeps*, *Pt. madidus*.

Die 2. Achse beschreibt eher die geographischen und großklimatischen Unterschiede der Standorte hinsichtlich Temperatur (positiv, $r^2=0,44$), Niederschlag und Höhe (beide negativ,

¹² Die hohe Korrelation der 1. Achse mit Kaliumgehalt ($r^2=0,72$) und pH-Wert ($r^2=0,66$) ist darauf zurückzuführen, dass sowohl Schmandberg als auch Tübingen Standorte auf Kalkgestein darstellen.

$r^2=0,67$ bzw. $r^2=0,51$). Dementsprechend spannen sich in erster Linie Lenzen (planar, atlantisch) und Tieringen (montan, subkontinental) entlang dieser Achse auf. Sie erklärt 19,1 % der Varianz.

Weiterhin lassen sich für die einzelnen Standorte, aber auch für bestimmte Umweltvariablen, v. a. den Bodenfeuchtegradienten der 1. Achse, charakteristische Laufkäferarten ermitteln (vgl. Vektoren in Abb. 29). Demnach gelten allgemein für nasse Standortbedingungen z. B. *B. biguttatum*, *Ag. viduum* oder *Oodes helopioides* als typisch ($r^2>0,65$), für trockene Habitate hingegen *Cal. fuscipes* und *Ps. rufipes*. Für die Arten mit einem auf einen oder zwei Standorte beschränkten Vorkommen, sind die Korrelationen zu bestimmten Achsen allerdings wenig aussagekräftig. Eine weitere Differenzierung dieser Ergebnisse im Hinblick auf verschiedene Nutzungstypen und insbesondere des möglichen Einflusses der Schweinebeweidung erfolgt im Rahmen der Betrachtung der einzelnen Standorte (s. Abb. 30 bis Abb. 33).

Standort

Für die einzelnen Standorte sind zur besseren Verdeutlichung der zeitlichen Entwicklung die Diagramme nach der Ordination in die einzelnen Jahre aufgetrennt worden. Die Jahresfallenfänge der verschiedenen Nutzungstypen werden jeweils durch farbige Ellipsen/Kreise hervorgehoben, um diese Entwicklung besser nachvollziehen zu können. Die Ergebnisse sind nachfolgend stichpunktartig aufgeführt.

Die Ordination der Bodenfallenfänge am Standort **Bruchtaue** zeigt, dass:

- bereits zwei Achsen ausreichen, um die Variabilität des Datensatzes zu 94,6 % zu beschreiben. Die 1. Achse erklärt 11,4 %, die 2. Achse 83,2 %.
- sich der verbleibende Stress bei einer Lösung mit zwei Achsen bei 11,8 auspendelt. Die verbleibende Instabilität beträgt $8,0 \cdot 10^{-5}$.
- zu Beginn der Untersuchung alle Probepunkte noch sehr nah beieinander liegen – sich aber Brache und Pferde-/Schafweide schon deutlich trennen lassen.
- sich die Brache sehr schnell in Richtung der 2. Achse von den anderen Nutzungsvarianten abgrenzt und durch die Vorkommen *Ag. viduum*, *B. biguttatum*, *B. mannerheimii*, *C. collaris*, *E. secalis*, *Pt. strenuus*, *Pt. anthracinus* und *Tr. quadristriatus* gekennzeichnet ist.
- die Schweineweiden die höchste Variabilität aufweisen. Sie entwickeln sich ebenfalls – aber in geringerem Maße – entlang der 2. Achse (Verbrachungstendenzen mit *Pt. anthracinus*), aber besonders stark negativ entlang der 1. Achse. Dies wird durch das häufige Auftreten der Offenbodenarten *As. flavipes*, *Ag. sexpunctatum* und *B. tetracolum* angezeigt.
- die geringsten Veränderungen auf der konventionell genutzten Weide stattgefunden haben. Es kommt zu einer geringen Nutzungsintensivierung (negativ entlang 2. Achse) – erkenntlich auch an der Zunahme von *B. properans* und *Ag. muelleri* sowie dem Rückgang von *A. communis* und *N. brevicollis*.
- die 2. Achse als Verbrachungsachse zu interpretieren ist. Sie zeigt hohe Korrelationen mit den Parametern Vegetationshöhe, Streuschicht und Bodenfeuchte.
- die Schweineweiden mit einem hohen Rohbodenanteil und pH-Wert korrelieren (negativ 1. Achse). Die konventionelle Weide korreliert hingegen mit hohen Nährstoffgehalten und niedriger Vegetation.

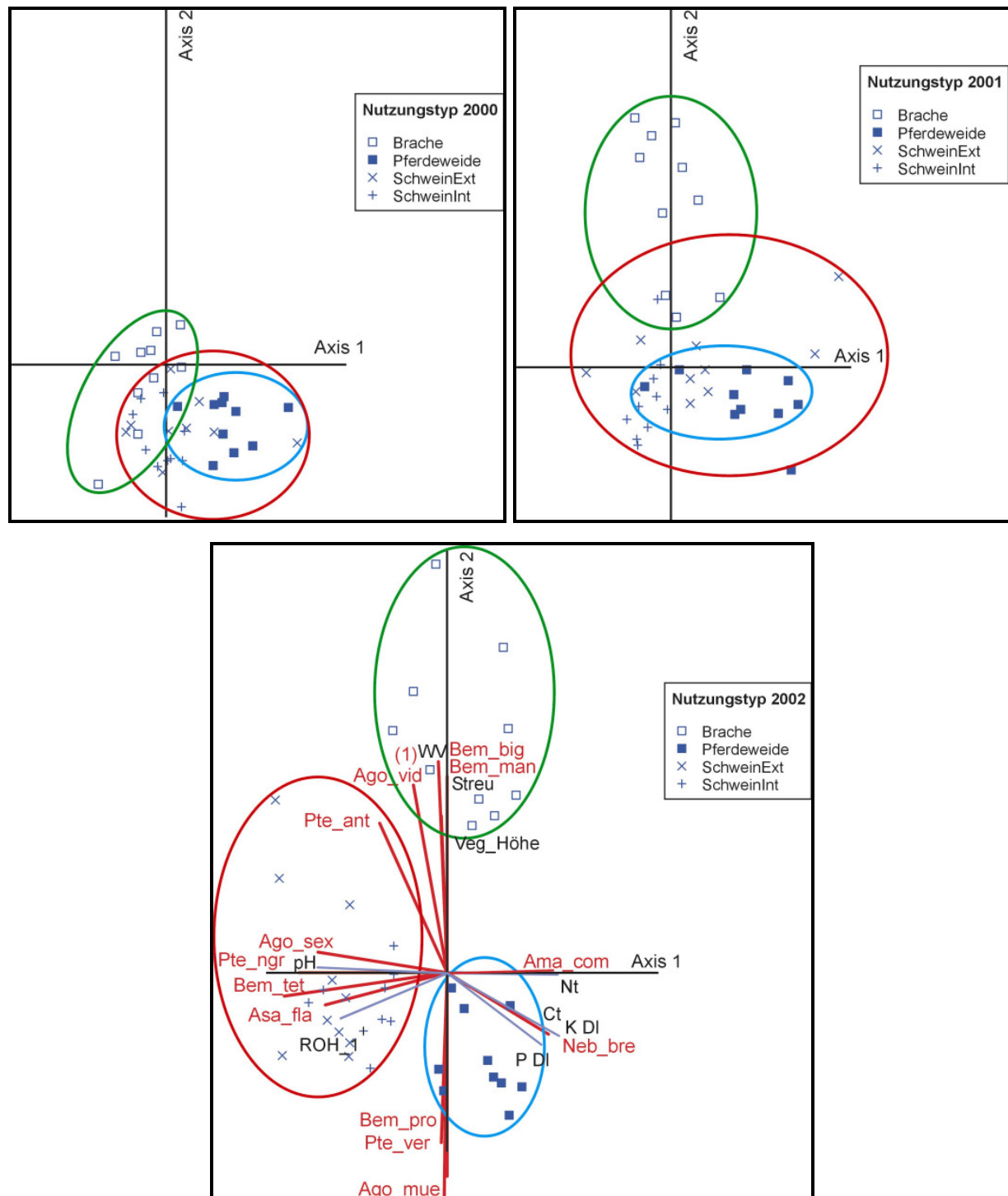
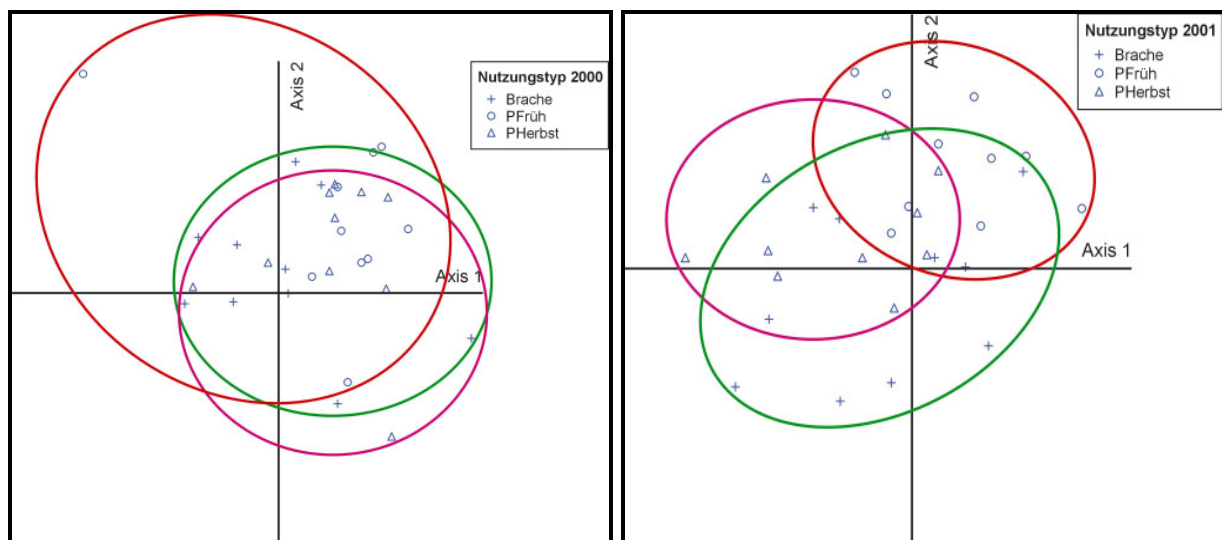


Abb. 30a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Bruchtaue. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing (vgl. 4.1.3). Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2) > 0,5. Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Schaf-/Pferdeweide. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt. Abk. Bodenparameter: WV = Wasservolumen (%); Nt = Stickstoff-; K DL = Kalium-; P DL = Phosphor-Gehalt; Ct = Gehalt organische Substanz; pH = pH-Wert; Roh_1 = Anteil Rohboden in 1 m² Umkreis um Falle; Veg_Höhe = mittlere Vegetationshöhe Streu = Ausdehnung Streuschicht (beide im Fallenumfeld); (1) = *C. collaris*, *E. secalis*, *Pt. strenuus*, *Tr. quadristriatus*.

Die Ordination der Bodenfallenfänge am Standort **Schmandberg** zeigt, dass:

- drei Achsen ausreichen, um die Variabilität des Datensatzes zu 85,5 % zu beschreiben. Die 1. Achse erklärt 24,5 %, die 2. Achse 36,6 % und die 3. Achse 24,4 %.
- sich der verbleibende Stress bei einer Lösung mit drei Achsen bei 14,6 auspendelt. Die verbleibende Instabilität nach 101 Iterationen beträgt $9 \cdot 10^{-5}$.
- zu Beginn der Untersuchung zwar eine große Variabilität der Probepunkte besteht; zwischen den Teilflächen aber keine Unterschiede vorliegen.
- auf der Brache die Heterogenität der Proben zunimmt und sie sich geringfügig entlang der 1. Achse verschiebt (negativ). Die Proben korrelieren mit den Parametern Streuschicht und Vegetationshöhe (s. auch Kap. 4.4). Typische Vertreter der Laufkäfer sind *Ag. muelleri*, *A. lunicollis* und *A. similata*.
- sich die Schweineweiden in 2001 und 2002 in jeweils andere Richtungen entwickeln, aber kaum Unterschiede zwischen den Managementvarianten bestehen.
- sich den ermittelten Achsen nur schwer ökologisch eindeutige Aussagen, z. B. Zusammenhänge mit standörtlich-strukturellen Parametern, zuordnen lassen. Die 1. Achse korreliert positiv mit der Entfernung zum Wald, dem pH-Wert, dem Kalium-Gehalt des Bodens und negativ mit der Streuschicht, die 2. Achse korreliert negativ mit der Vegetationshöhe.



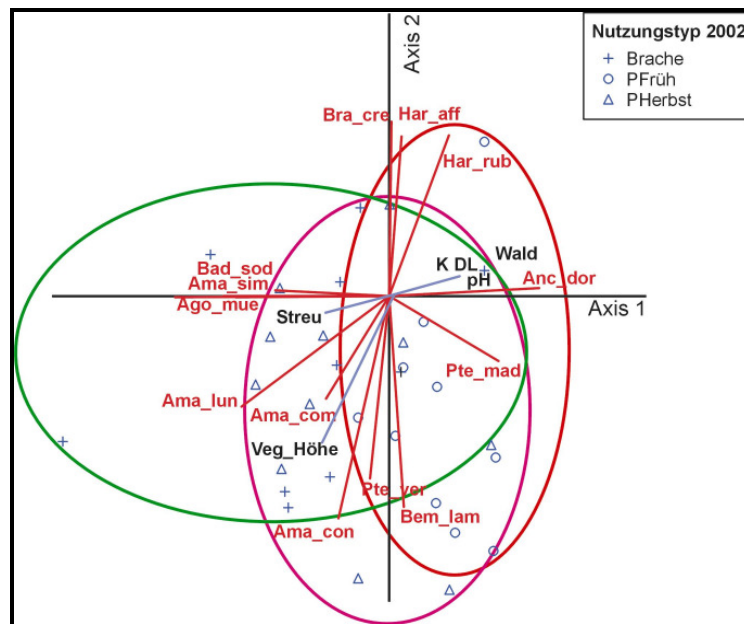


Abb. 31a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Schmandberg. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind die ersten beiden Achsen und Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2) > 0,4. Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schwein-Frühjahr; Lila Kreis = Schwein-Herbst. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt.

Abk. Bodenparameter: K DL = Kalium-Gehalt; pH = pH-Wert; Wald = Entfernung zum nahegelegenen Kiefernforst; Veg_Höhe = mittlere Vegetationshöhe; Streu = Ausdehnung Streuschicht (beide im Fallenumfeld).

Die Ordination der Bodenfallenfänge am Standort **Lenzen** zeigt, dass:

- bereits zwei Achsen ausreichen, um die Variabilität des Datensatzes zu 96,6 % zu beschreiben. Die 1. Achse erklärt 82,5 %, die 2. Achse 14,1 %.
- sich der verbleibende Stress bei einer Lösung mit zwei Achsen bei 10,1 auspendelt. Die verbleibende Instabilität beträgt nach 50 Iterationen $1 \cdot 10^{-4}$.
- zu Beginn der Untersuchung alle Probestpunkte mit Ausnahme von PF noch relativ nah entlang der 1. Achse beieinander liegen – sich aber die beiden Brachen sowie BN und PF schon deutlich trennen lassen.
- PF die über alle Jahre deutlich größte Variabilität der Fallenfänge aufweist.
- sich die Brache (BN) schnell in Richtung der 1. Achse von den anderen Nutzungsvarianten abgrenzt (im 3. Jahr mit Überlappung mit PN). Beide sind durch die Vorkommen von *Ag. viduum*, *Ag. afrum*, *Ag. fuliginosum*, *Ac. exiguus*, *Bad. unipustulatus*, *B. biguttatum*, *B. gilvipes*, *B. semipunctatum*, *Car. granulatus*, *D. globosus*, *Oodes helopioides*, *Pt. gracilis*, *Pt. nigrita*, *Pt. strenuus* und *Pt. anthracinus* gekennzeichnet.
- die Mähwiese am weitesten links entlang der 1. Achse beginnt, sich danach aber in Richtung von BF entwickelt. Diese Richtung der Achse wird durch *A. aulica*, *A. lunicollis*, *A. aenea*, *A. familiaris*, *H. affinis*, *H. latus*, *H. rubripes*, *P. versicolor*, *Pt. longicollis* und besonders durch *Car. auratus* und *Pt. melanarius* charakterisiert.

- die geringsten Veränderungen auf PN und BF stattgefunden haben.
- sich nur Proben der Schweineweiden entlang der 2. Achse aufspannen, die positiv mit dem Rohbodenanteil im Fallenumfeld korreliert ist.
- die 1. Achse neben der Bodenfeuchte auch stark positiv mit dem Nährstoffgehalt des Bodens (negativ mit P) und dem pH-Wert, in geringerem Maße mit der Vegetationshöhe und dem Ausmaß der Streuschicht korreliert ist.

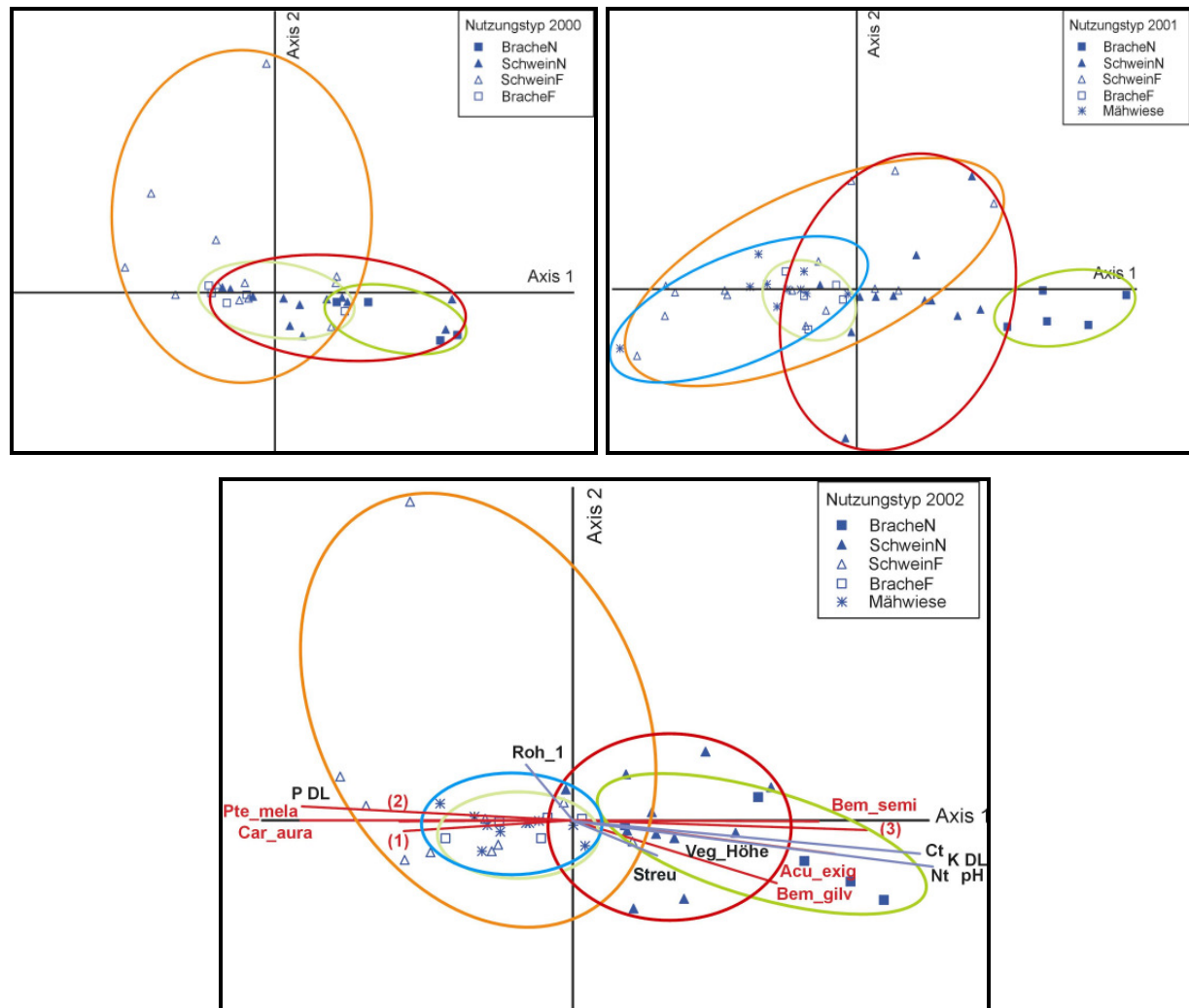
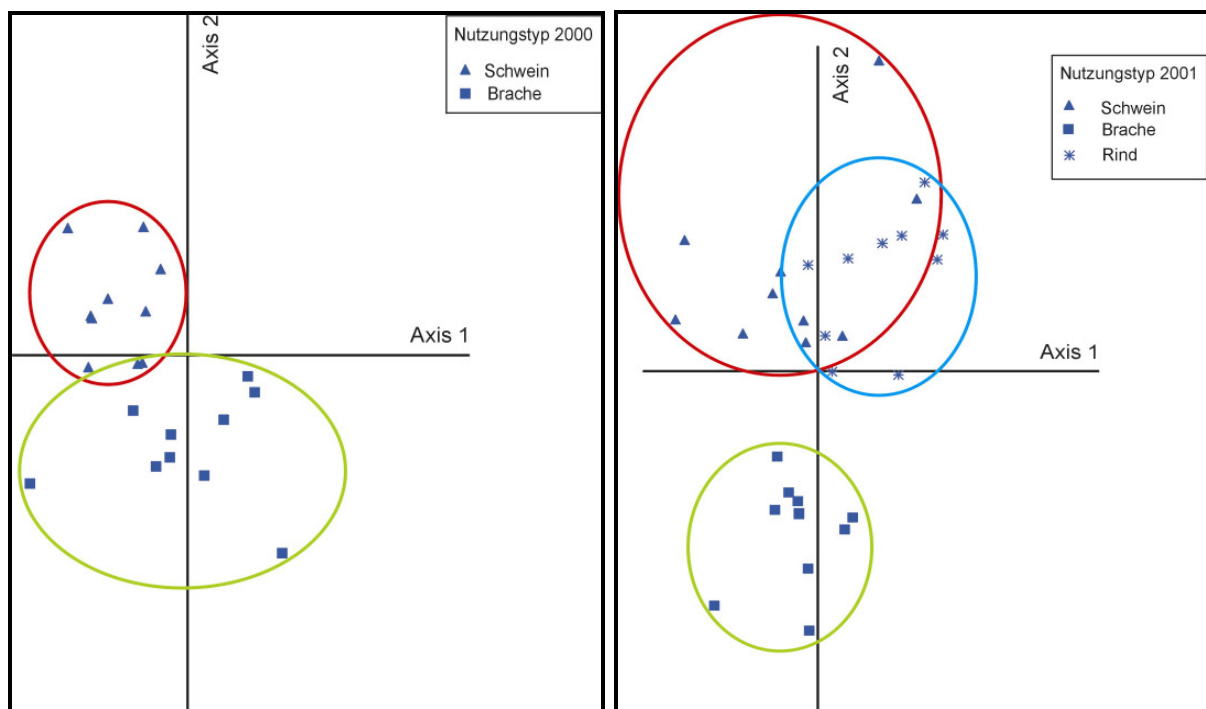


Abb. 32a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Lenzen. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß (r^2) > 0,5. Grüner Kreis = Brache-Nass; Hellgrüner Kreis = Brache-Feucht; Roter Kreis = Schweineweide-Nass; Orangener Kreis = Schweineweide-Feucht; Blauer Kreis = Mähwiese. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt.

Abk. Bodenparameter: WV = Wasservolumen (%); Nt = Stickstoff; K DL = Kalium-; P DL = Phosphor-Gehalt; Ct = Gehalt organische Substanz; pH = pH-Wert; Roh_1 = Anteil Rohboden in 1 m² Umkreis um Falle; Veg_Höhe = mittlere Vegetationshöhe Streu = Ausdehnung Streuschicht; (1) = *P. versicolor*, *H. latus*, *Am. lunicollis*; (2) = *A. aenea*, *A. aulica*, *A. familiaris*, *H. affinis*, *H. rubripes*, *Pt. longicollis*; (3) = *Ag. afrum*, *Ag. fuliginosum*, *Ag. viduum*, *Bad. unipustulatus*, *B. biguttatum*, *Car. granulatus*, *D. globosus*, *Oodes helopioides*, *Pt. anthracinus*, *Pt. gracilis*, *Pt. strenuus*, *Pt. nigrita*.

Die Ordination der Bodenfallenfänge am Standort **Tieringen** zeigt, dass:

- bereits drei Achsen ausreichen, um die Variabilität des Datensatzes zu 96,1 % zu beschreiben. Die 1. Achse erklärt 28,3 %, die 2. Achse 62,2 % und die 3. Achse lediglich 0,6 %. Letztere wird deshalb im Folgenden nicht weiter betrachtet.
- sich der verbleibende Stress bei einer Lösung mit drei Achsen bei 8,2 auspendelt. Die verbleibende Instabilität beträgt nach 57 Iterationen $9 \cdot 10^{-5}$.
- sich zu Beginn der Untersuchung die Proben von Brache und Schweineweide schon deutlich entlang der 2. Achse separieren. Sie ist als Nutzungs- bzw. Verbrachungsgradient zu interpretieren, d. h. sie weist positive Korrelationen mit der Besatzdichte und negative mit der Streuschicht auf.
- die Proben der Schweineweide mit Ausnahme des 2. Jahrs (dort positiv mit 2. Achse – Besatzdichte) nur geringe Veränderungen aufweisen. Typische Arten sind *Cal. fuscipes*, *N. brevicollis*, *A. similata* und *D. globosus*. Die Parameter mit der stärksten Korrelation sind der Rohbodenanteil und die Entfernung zum Wald (!).
- sich die Brache schnell in Richtung der 2. Achse (negativ) von den anderen Nutzungsvarianten abgrenzt und durch die Vorkommen von *Anis. binotatus*, *A. lunicollis*, *Bad. bullatus*, *B. obtusum*, *Cal. melanocephalus*, *Car. monilis*, *Car. violaceus*, *E. secalis*, *O. rufibarbis* und *Pt. vernalis* gekennzeichnet wird.
- die Rinderweide zu Beginn (2001) noch deutliche Überschneidungen mit der Schweineweide aufweist, sich danach aber positiv in Richtung der 1. und 2. Achse entwickelt. Dies wird durch *A. aenea*, *B. properans* und *L. pilicornis* charakterisiert.



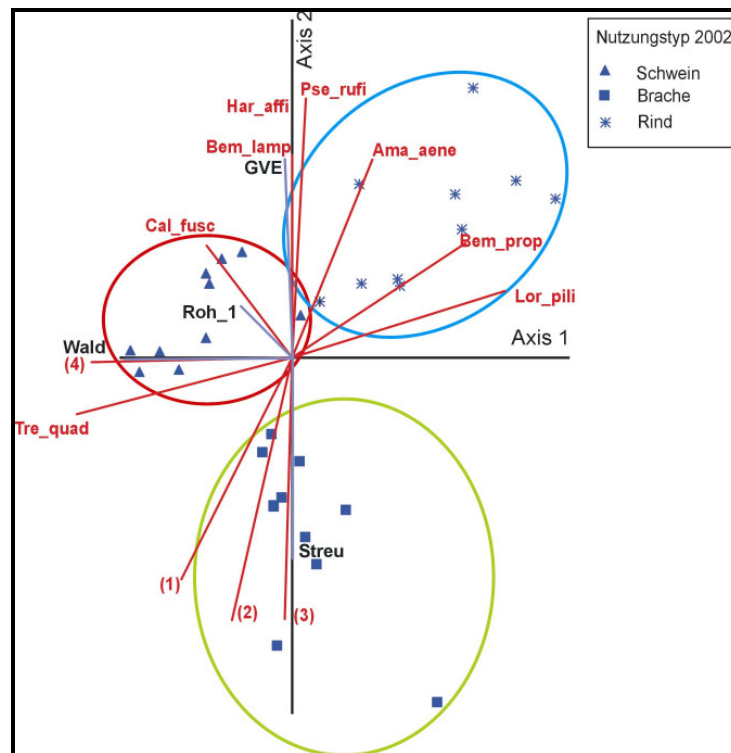


Abb. 33a-c: Ordination (NMS) der Gesamtjahresfallenfänge am Standort Tieringen. Transformation der Daten mit BEALS Smoothing. Dargestellt sind nur Arten mit einem Bestimmtheitsmaß ($r^2 > 0,5$). Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Rinderweide. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt.

Abk.: Roh_1 = Anteil Rohboden in 1 m² Umkreis um Falle; Streu = Ausdehnung Streuschicht im Fallenumfeld; Wald = Entfernung zum nächsten Wald; GVE = Besatzdichte in Großvieheinheiten; (1) = *Anis. binotatus*, *Bad. bullatus*, *B. obtusum*, *Pt. vernalis*; (2) = *A. lunicollis*, *Cal. melanocephalus*, *E. secalis*; (3) = *Car. monilis*, *Car. violaceus*, *O. rufibarbis*; (4) = *N. brevicollis*, *D. globosus*, *A. similata*.

Zusammenfassend lässt sich festhalten, dass sich die Entwicklungen der Artengemeinschaften an allen Standorten zumeist durch zwei Achsen erklären lassen. Die deutlichsten Veränderungen sind i.d.R. auf den Brachen zu erkennen, die einer „Verbrachungs-Achse“ folgen, die durch hohe Vegetation und dichte Streuschicht, je nach Standort auch hohe Bodenfeuchte gekennzeichnet ist. Für die Entwicklung der Schweineweiden-Zönose ist eine „Rohboden-Achse“ mit entscheidend.

4.3 Standörtlich-strukturelle Parameter

Im dritten Ergebniskapitel des 1. Teils der Arbeit werden bestimmte strukturelle Parameter im Vergleich der Nutzungstypen und Standorte sowie des Managements und im Jahresverlauf dargestellt. Ebenfalls von Interesse ist die Frage, inwieweit Zusammenhänge zwischen diesen Parametern und wichtigen Kenngrößen der Laufkäfergemeinschaften, z. B. der Artenzahl, bestehen.

4.3.1 Vegetationsstruktur und Offenboden

Nutzungstypen

Betrachtet man unabhängig vom jeweiligen Standort die drei Nutzungsvarianten im Vergleich, so zeigt sich, dass auf den Brachen die **Vegetation** signifikant höher (Abb. 34a) und die **Streuschicht** signifikant dicker ist als auf den landwirtschaftlich genutzten Flächen (U-Test; $p < 0,001$). Ersteres bestätigen tendenziell auch die Strukturfotos (SSH – *Sward Surface Height*; t-Test; $T = -1,95$; $p = 0,06$). Gleichzeitig weisen die Schweineweiden eine signifikant höhere Vegetation als die konventionell bewirtschafteten Grünlander auf (U-Test; $U = 29,287$; $p < 0,001$). Bzgl. der Streuschicht bestehen keine Unterschiede – sie ist nur in seltenen Fällen auf den genutzten Flächen ausgebildet.

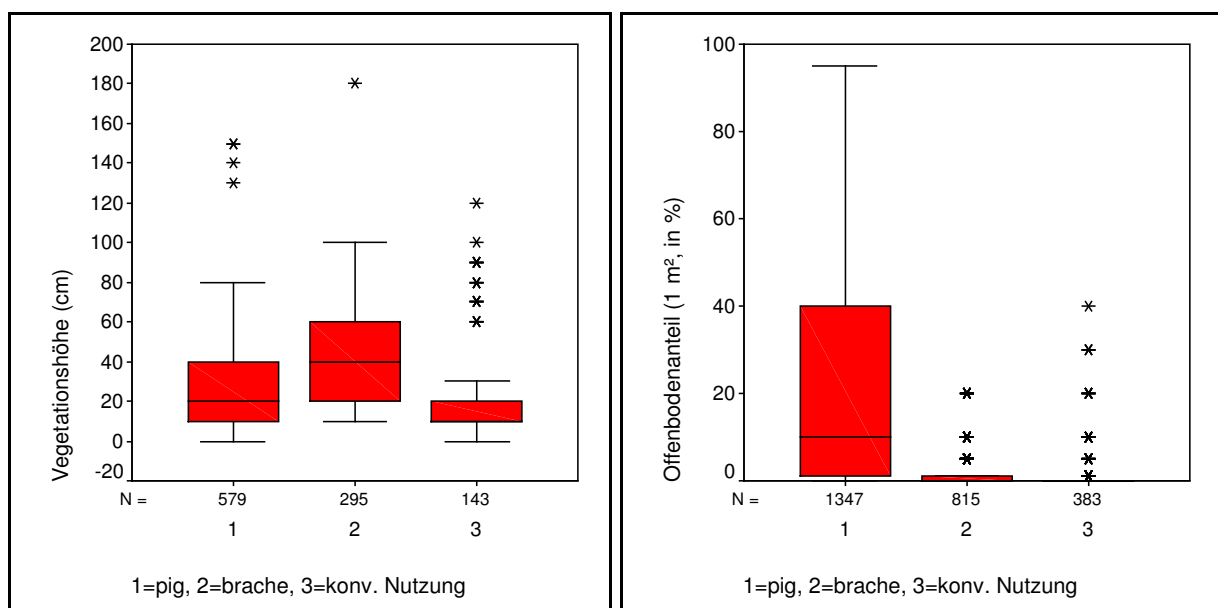


Abb. 34a, b: Box-Plots der strukturellen Kenngrößen – Vegetationshöhe ($n=1.017$) und Offenbodenanteil ($n=2.545$) – für die verschiedenen Nutzungsvarianten an allen Standorten gemeinsam (* = Extremwerte).

Die Unterschiede in der **Vegetationsstruktur** bei Schweineweiden und Brachen entsprechen i.d.R. den Erwartungen, d. h. auf der Brache herrscht eine höhere Vegetationsdichte und größere Variabilität der Vegetationsfüllung. Die Schweineweiden weisen eine lückigere

Bestandsstruktur auf (z. B. Abb. 38). Wegen der Verschiedenartigkeit der Standorte und Managementvarianten sind die Differenzen aber kaum statistisch nachzuweisen.

Offenboden findet sich in signifikant größeren Anteilen auf den Schweineweiden (U-Test; $n=2.162$; $U=187.147$ bzw. $n=1.730$; $U=83.593$; $p<0,001$), was aufgrund des Wühlverhaltens der Schweine nicht überrascht (Abb. 34b). Nicht erwartet wurde, dass auf den Brachen signifikant größere Rohbodenflächen im Fallenumfeld auftreten als auf den Referenz-Wiesen und –Weiden (U-Test; $n=1.198$; $U=147.098$; $p<0,05$). Allerdings bewegen sich die mittleren Offenbodenanteile in beiden Nutzungstypen im Bereich $<2\%$, so dass nicht ausgeschlossen werden kann, dass es sich um bei Fallenaufbau bzw. -leerung erzeugte Artefakte handelt.

Die zeitliche Entwicklung der untersuchten Parameter verläuft auf den Nutzungstypen unterschiedlich und weist keine einheitliche Tendenz auf (ohne Abb.). So ist auf den Brachen vom 2. zum 3. Jahr eine signifikante Zunahme der durchschnittlichen Vegetationshöhe (U-Test; $n=295$; $U=7.689$; $p<0,001$) bei gleichzeitiger Abnahme der Streuschicht zu bemerken (U-Test; $n=295$; $U=8.862$; $p<0,01$).

Auf den Schweineweiden war die Wühlaktivität (ausgedrückt durch den Offenbodenanteil) im 2. und 3. Jahr signifikant höher als zu Beginn (H-Test; $n=1.347$; $df=2$; $\chi^2=79,7$; $p<0,01$). Entsprechend der Entwicklung auf den Brachen kam es im 3. Jahr zur Zunahme der mittleren Vegetationshöhe (U-Test; $n=579$; $U=30.762$; $p<0,001$), während die Dicke der Streuschicht abnahm (U-Test; $n=579$; $U=38.097$; $p<0,05$).

Standorte und Management

Bei Analyse der Daten bezogen auf die einzelnen Standorte ergeben sich grundsätzlich die gleichen Sachverhalte (Abb. 35, Abb. 36). Weiterhin ist festzustellen, dass auf nassen (PN), im Frühjahr beweideten (PFr) und intensiver genutzten Teilflächen (PI) mehr Wühlaktivität besteht, die Vegetationshöhe und Streuschicht aber signifikant geringer sind als auf den Vergleichs-Schweineweiden (PF, PHe bzw. PE; div. U-Tests; $p<0,01$; ohne Abb.). Die Pferdeweide in der Bruchtaue weist signifikant geringere mittlere Vegetationshöhen und Streuschichten auf als die Schweineflächen (div. U-Tests; $n=195$; $U>2,41$; $p<0,001$).

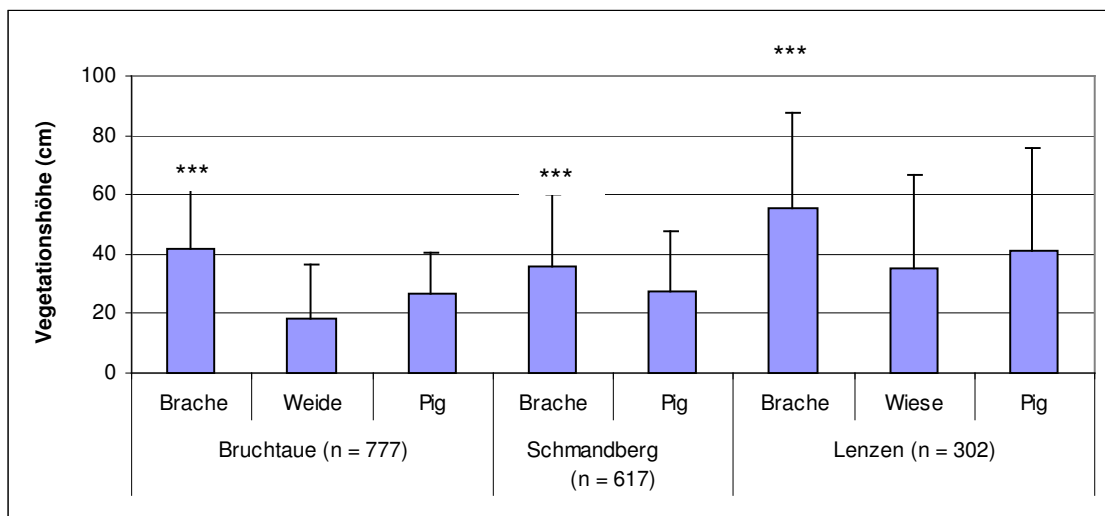


Abb. 35: Mittlere Vegetationshöhe (incl. Standardabweichung) im Umfeld der Bodenfallen (4 m²) an vier Standorten in Abhängigkeit der Landnutzung. Angaben mit Signifikanzniveau (p, 2-seitig) nach Mann-Whitney U-Test; ***<0,001. Für Tieringen liegen keine Daten vor.

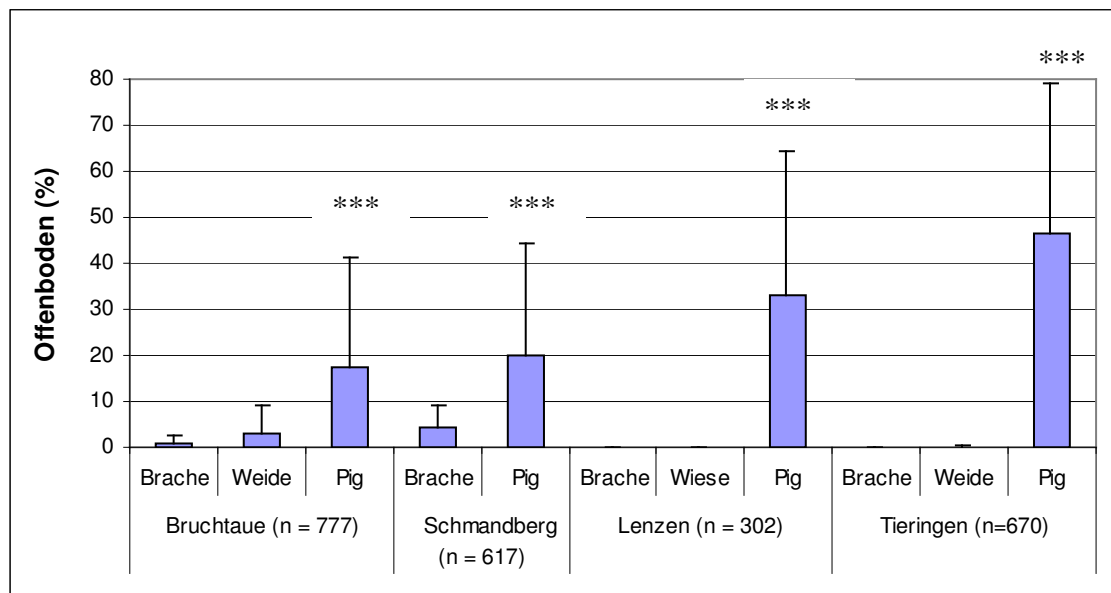


Abb. 36: Mittlerer Offenbodenanteil (incl. Standardabweichung) im Umfeld der Bodenfallen (1 m²) an allen Standorten in Abhängigkeit der Landnutzung. Angaben mit Signifikanzniveau (p, 2-seitig) nach Mann-Whitney U-Test; ***<0,001.

Die weitergehenden Ergebnisse der Vegetationsstrukturanalyse werden exemplarisch an den Abb. 37 und Abb. 38 erläutert – die übrigen Resultate sind im Anhang enthalten. Abb. 37 zeigt die relative Vegetationsdichte (in %) in verschiedenen Höhenstufen an beiden Standorten. Auffällig ist neben der allgemein großen Variabilität dieses Merkmals die Tatsache, dass in den ganzjährig beweideten Bereichen der Bruchtaue (= PI) die unteren Vegetationsschichten signifikant dichter sind als auf Brache und PE (ANOVA; df=2; F=6,32; p<0,05). In den höheren Schichten weist erwartungsgemäß die Brache eine z.T. signifikant höhere Vegetationsfüllung auf.

Am Schmandberg, als Standort mit einem jahreszeitlich anderen Management, lassen sich in der Vegetationsstruktur keine Unterschiede erkennen. Insgesamt liegen auch im Vergleich zur Brache Differenzen nur in den Höhen von 20-50 cm vor.

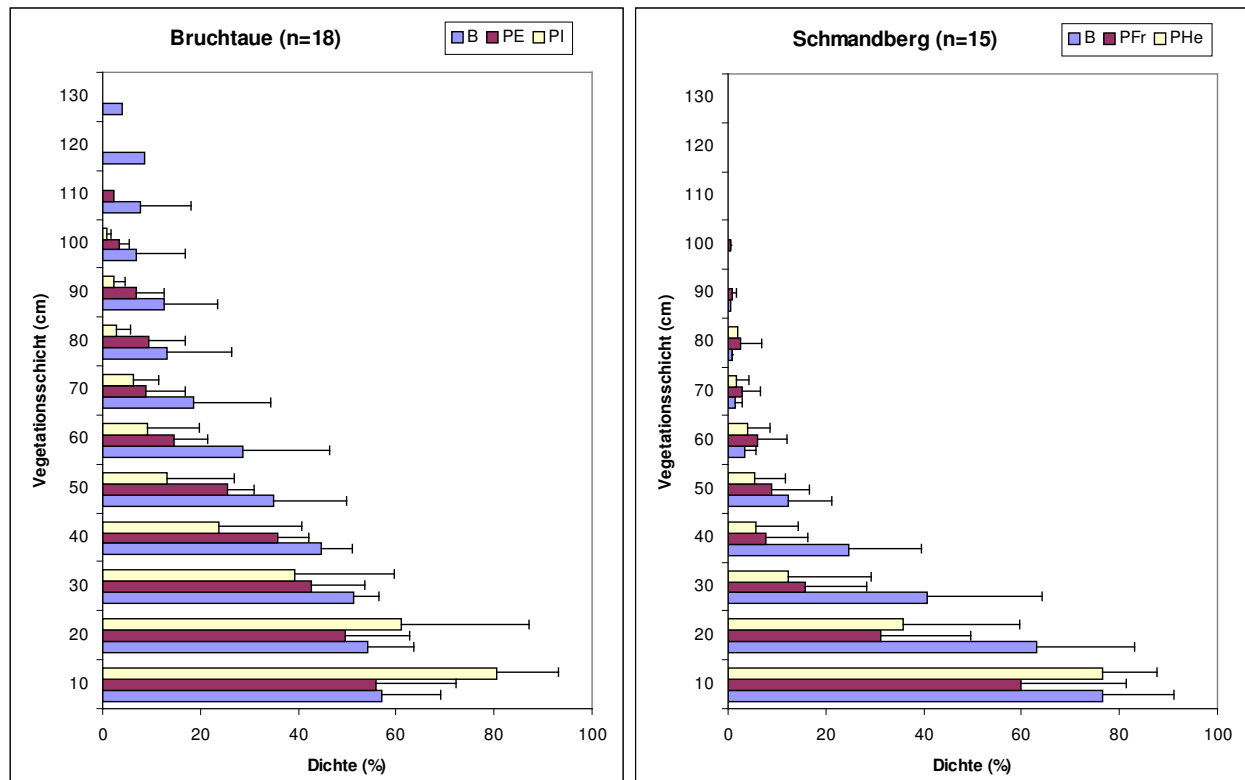


Abb. 37: Vegetationsfüllung Zeilen, d. h. relative Dichte der Vegetation (%; x-Achse; incl. Standardabweichung) in verschiedenen Höhengschichten (y-Achse), getrennt nach Teilfläche und Standort.

Abk.: PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.

Das Ausmaß der möglichen Besonnung des Bodens beschreibt der Parameter Lückenmittel (ARHS). Er dient somit zur Charakterisierung wichtiger abiotischer Faktorenkomplexe, wie Mikroklima, Temperatur und Feuchte. Zwei Dinge können hier festgehalten werden:

- Es bestehen deutliche Unterschiede zwischen beiden dahingehend untersuchten Standorten (Bruchtaue, Schmandberg). Der trocken-magere Schmandberg weist in höheren Schichten einen signifikant lückigeren Bewuchs auf (vgl. auch Abb. 37).
- Intensivere Schweinebeweidung führt zu einer in höheren Schichten (> 25 cm) lückigeren Vegetationsstruktur (s. PI und PE; PHe und PFr).

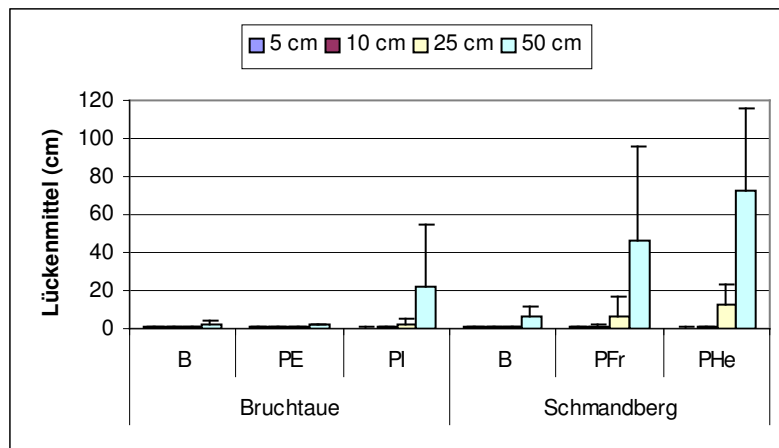


Abb. 38: Durchschnittliche Größe von Vegetationslücken (ARHS, Lückenmittel) in verschiedenen Höhengschichten (s. Legende), getrennt nach Teilfläche und Standort.

Abk.: PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.

Entwicklung im Jahresverlauf

Will man die Effekte der Schweinebeweidung auf die Laufkäfergemeinschaften verstehen, die sich durch die strukturelle Ausstattung des Habitats manifestieren, so ist ebenfalls die zeitliche Veränderung von Offenbodenanteil und Vegetationshöhe im Jahresverlauf von Interesse. Erstere zeigt zwischen der ganzjährig beweideten Bruchtaue und dem Schmandberg deutliche Unterschiede (Abb. 39a).

In der Bruchtaue ist die größte Ausdehnung der Offenbodenbereiche sowie die größte Variabilität im Frühjahr zu verzeichnen. In der Folge begrünen sich die Flächen rasch und erst nach dem Ende der Untersuchungsperiode (im September) schaffen die Schweine vermehrt Rohbodenflächen. Die unterschiedliche Beweidungsintensität wirkt sich in den meisten Jahren auch auf den Anteil an Offenboden aus. Auf dem saisonal genutzten Schmandberg wird die Größe der Offenbodenflächen nur z.T. vom Beweidungszeitpunkt bestimmt. Das heterogene Bild mit starken Schwankungen zwischen den Jahren, aber überraschend parallelem Kurvenverlauf deutet auf größere stochastische Effekte hinsichtlich der Raumnutzung der Schweine hin – d. h. die Bodenfallen liegen nicht in allen Jahren dort, wo auch gewühlt wird.

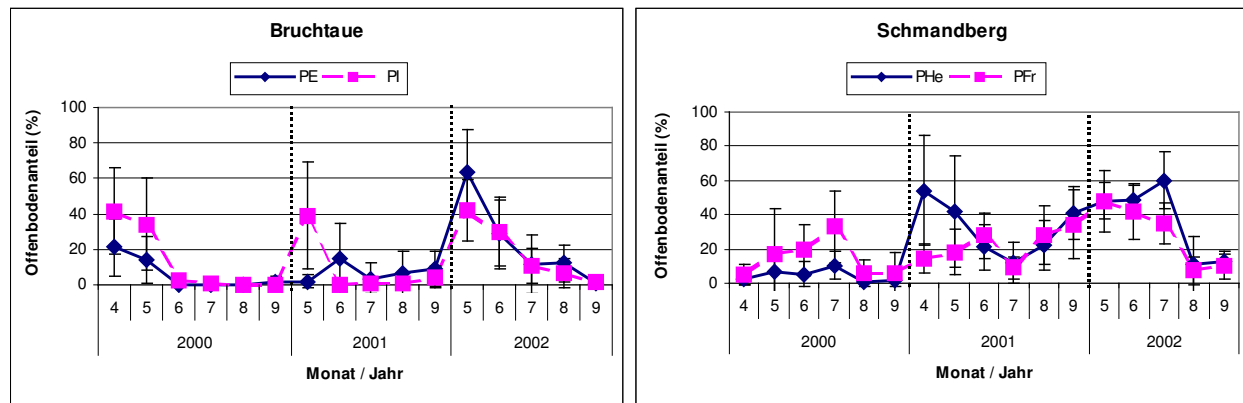


Abb. 39a, b: Veränderung des mittleren Anteils an Offenboden im Fallenumfeld (jeweils $n=10$, mit Standardabweichung) im Verlauf der Vegetationsperiode (2000-2002) an den Standorten Bruchtaue (links) und Schmandberg (rechts).

Abk.: PE = Schweineweide, extensiver – im Winter ungenutzt; PI = Schweineweide, intensiver – ganzjährig beweidet; PFr = Schweineweide im Frühjahr; PHe = Schweineweide im Herbst.

Die Entwicklung der Vegetationshöhe verläuft auf beiden Standorten ähnlich und wird stärker durch die normale Phänologie als durch den Einfluss der Beweidung gesteuert. Es kommt zwischen Mai und Juli zu einer sehr starken Zunahme bevor ein leichter Rückgang einsetzt (Abb. 40a, b). Unterschiede aufgrund des Weidemanagements bestehen nicht. Die größere mittlere Höhe der Vegetation auf den intensiver beweideten Flächen der Bruchtaue (PI) sind auf die Dominanz des Weideunkrauts Stumpfblätriger Ampfer (*Rumex obtusifolius*) zurückzuführen. Die starke Zunahme der durchschnittlichen Höhe auf PHe am Schmandberg ist das Ergebnis der fehlenden Herbstbeweidung im letzten Untersuchungsjahr.

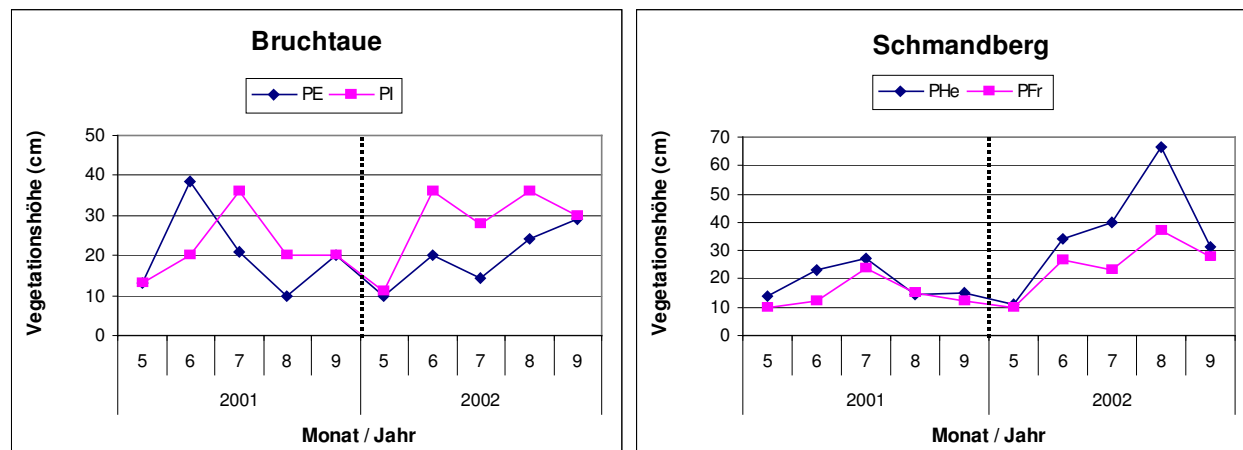


Abb. 40a, b: Veränderung der mittleren Vegetationshöhe¹³ im Fallenumfeld (jeweils $n=10$) auf unterschiedlich genutzten Schweineweiden im Verlauf der Jahre 2001 und 2002 an den Standorten Bruchtaue (links) und Schmandberg (rechts). Abk. siehe Abb. 39.

¹³ Auf die Darstellung von Fehlerbalken wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit verzichtet. Wesentliche Zusatzinformationen gehen hierdurch nicht verloren.

Zusammenhänge mit der Laufkäferbesiedlung

Vergleicht man wichtige Kenngrößen der Laufkäferzönosen der Schweineweiden, wie Turnover oder Artenzahl, mit den strukturellen Parametern, so zeigt sich die besondere Bedeutung des Rohbodens: Es besteht ein positiver, linearer Zusammenhang mit der Turnoverrate auf den Schweineweiden (Abb. 41). Demgegenüber ist die negative Abhängigkeit von Turnoverrate und Besatzdichte nur sehr schwach ausgeprägt (Abb. 42). Interessanterweise besteht zwischen Besatzdichte (GVE/ha) und Rohbodenanteil überhaupt kein Zusammenhang (ohne Abb., $R^2=0,02$). Dies deutet darauf hin, dass auf trockenen, weniger wüchsigen Standorten (z. B. Schmandberg) auch eine saisonale Beweidung zu erheblichen Offenbodenanteilen führen kann.

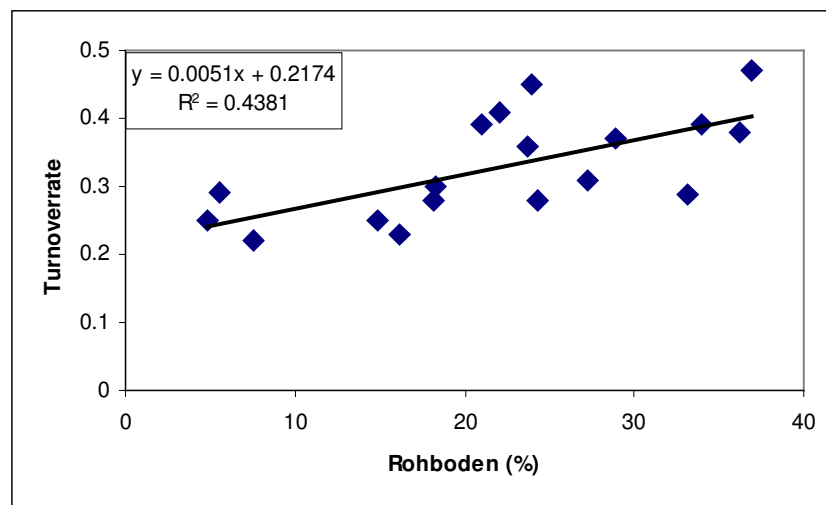


Abb. 41: Korrelation des Arten-Turnovers mit dem durchschnittlichen Rohbodenanteil im Fallenumfeld auf den Schweineweiden für die verschiedenen Jahre an den Standorten Bruchtaue, Schmandberg und Lenzen.

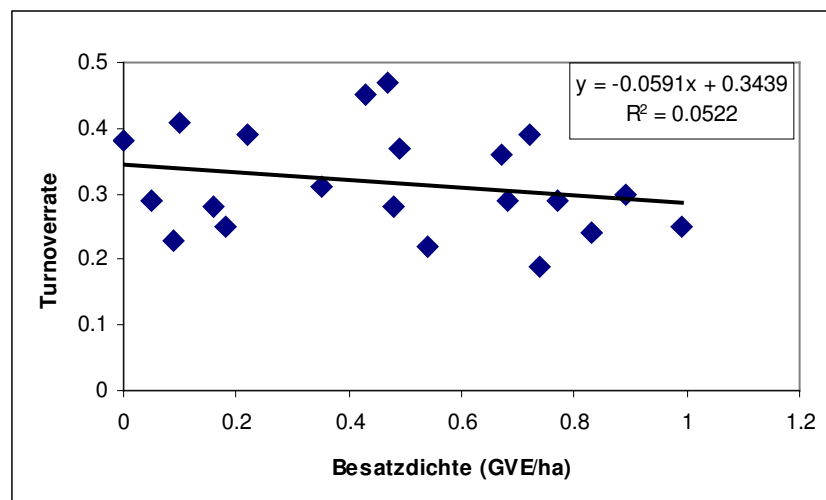


Abb. 42: Korrelation der Turnoverrate mit der jährlichen Besatzdichte (GVE/ha) auf den Schweineweiden für alle Standorte.

Berücksichtigt man alle drei Nutzungstypen und alle Standorte, so zeichnet sich ein Zusammenhang zwischen Gesamt-Artenzahl und Rohbodenanteil ab (Abb. 43).

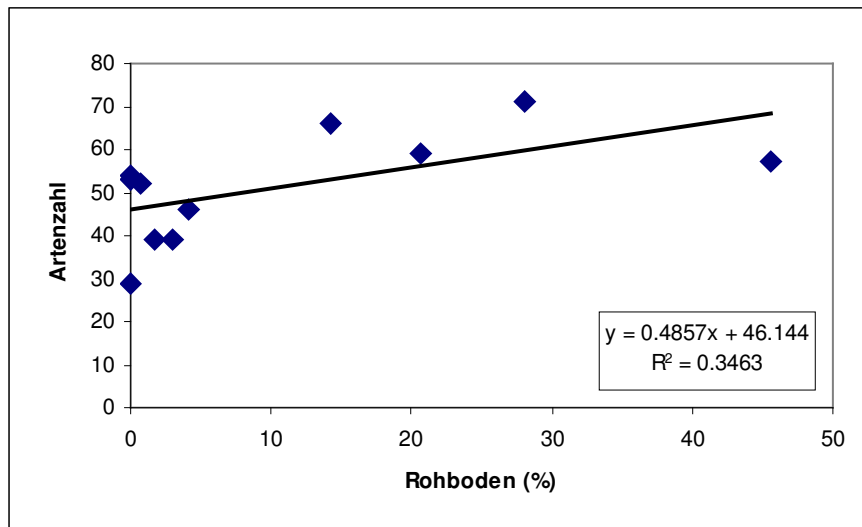


Abb. 43: Korrelation der Laufkäfer-Artenzahl mit dem durchschnittlichen Rohbodenanteil im Fallenumfeld für alle Nutzungsvarianten und Standorte.

4.3.2 Mikrorelief

Aus der Vielzahl der erfolgten Mikrorelief-Messungen wird exemplarisch für den Standort Lenzen ein Vergleichspaar der verschiedenen Nutzungsformen dargestellt (vgl. Abb. 44). Die hohe Variabilität, die innerhalb eines Jahres, aber auch zwischen den Jahren auf den Schweineweiden besteht, wird hier deutlich. Es kommt stellenweise zur Übertiefung einzelner Wühlstellen (bei 200 und 700 cm); z. T. werden tiefe Bereiche auch eingeebnet bzw. zugeschüttet (z. B. 1050 cm). Die Brachfläche weist kein derart variables Relief auf.

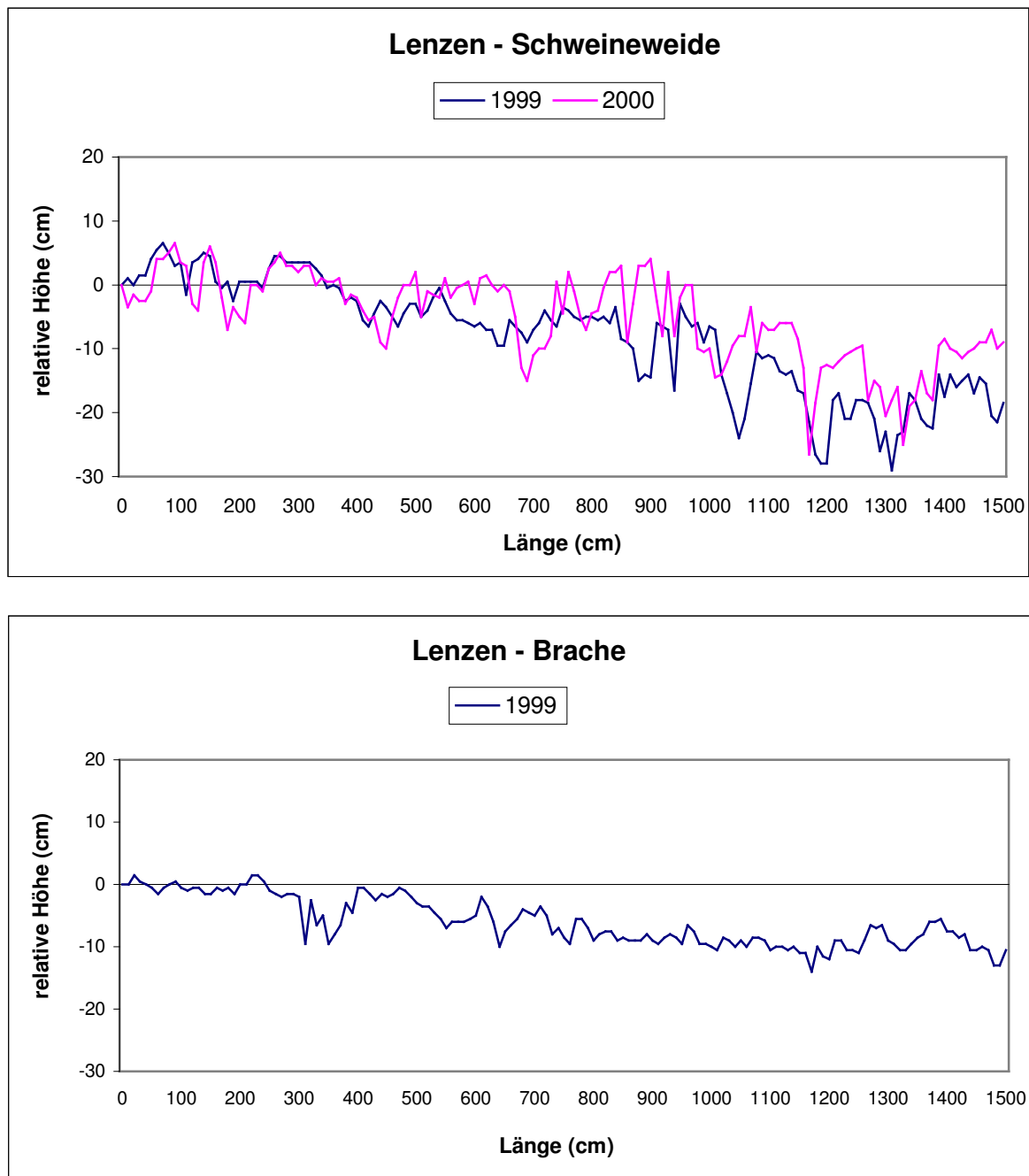


Abb. 44a,b: Mikrorelief-Transekte am Standort Lenzen (a. Schweineweide, b. Brache) in den Jahren 1999 und 2000.

Die Bodenrauigkeit, als quantifizierbares Maß für die Wühltätigkeit der Schweine, lässt sich für die einzelnen Transekte berechnen (vgl. Kap. 4.1.3). Für die drei betrachteten Standorte zeigt sich, dass über die Jahre summiert auf den Schweineweiden signifikant höhere Werte als auf der Brache erreicht werden (ANOVA; $n=89$; $df=2$; $F=3,5$; $p<0,05$; s. Tab. 17a).¹⁴ Ebenfalls ersichtlich wird die sehr viel größere Variabilität auf den Schweineflächen (Abb. 45a). Das bedeutet, dass sich die Wühlaktivität der Schweine tatsächlich in einer heterogeneren Bodenoberfläche niederschlägt.

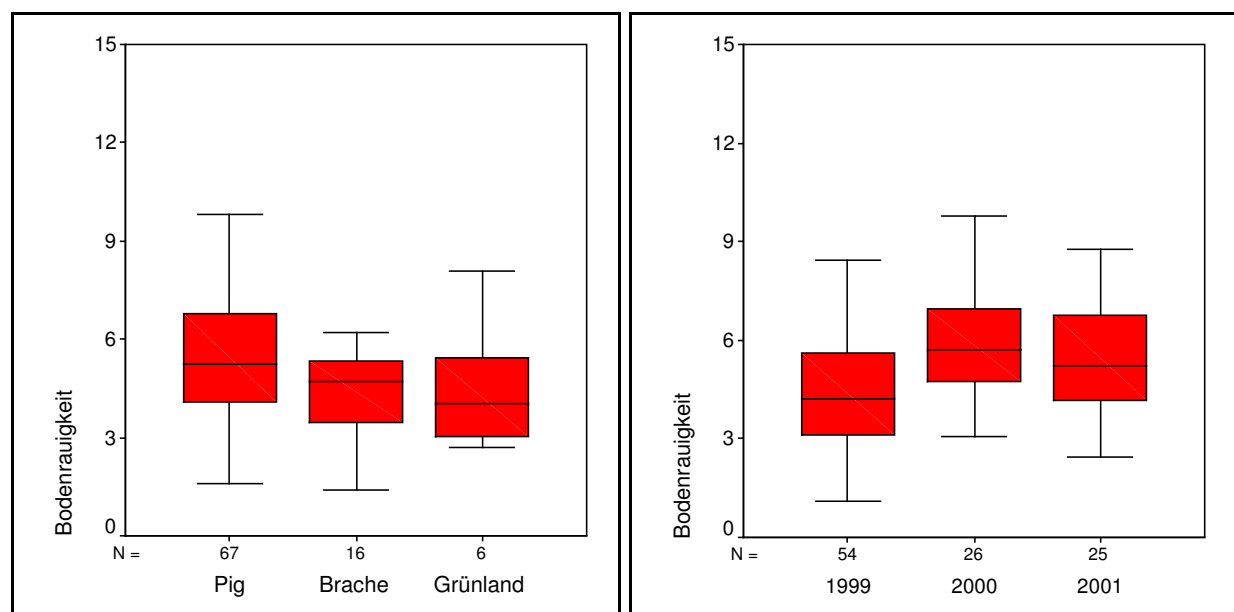
Auch der Vergleich der Nullaufnahmen mit den Erhebungen der Folgejahre auf den Schweineweiden zeigt, dass die Rauigkeit des Bodens signifikant größer geworden ist (ANOVA; $n=77$; $df=2$; $F=7,6$; $p<0,001$; s. Tab. 17b). Das Maximum wird hierbei im 1. Jahr der Beweidung erreicht (Abb. 45b). Zwischen 2000 und 2001 bestehen allerdings keine signifikanten Unterschiede (Post-hoc Test; $p>0,8$).

Tab. 17a,b: Post-hoc Test der ANOVA (LSD) für die Bodenrauigkeit in Abhängigkeit des Nutzungstyps (a., links) und des Untersuchungsjahres (b., rechts).

Abk. Signifikanzniveau (p): *** $<0,001$; ** $>0,01$; * $<0,05$; n.s. = nicht signifikant; kG = konventionell genutztes Grünland.

Nutzung	RG	Brache	Pig
Pig	n.s.	*	
Brache	n.s.		
kG			

Jahr	2001	2000	1999
1999	**	***	
2000	n.s.		
2001			



¹⁴ Die Nullaufnahmen auf den Schweineflächen wurden in dieser Analyse nicht berücksichtigt.

4.4 Diskussion

4.4.1 *Schweinebeweidung und Artenvielfalt der Laufkäfer*

Als Ausgangshypothese wurde formuliert, dass Schweinebeweidung im Grünland die strukturelle Vielfalt und somit die Artendiversität erhöht. Für andere Ökosysteme und andere Weidetiere, z. B. Elche und Rentiere in borealen Wäldern, sind solche Belege bzgl. der Diversität der Laufkäfer bereits erbracht (Melis et al. 2006b; Suominen et al. 2003). Generell gilt eine hohe raum-zeitliche Dynamik mit einer Vielzahl wechselnder Nischen als entscheidend für einen hohen Artenreichtum (Plachter et al. 2004). Dies sind Bedingungen, welche die Verhältnisse auf den Schweineweiden gut charakterisieren.

Betrachtet man vergleichend die Ergebnisse der drei untersuchten Nutzungstypen, so zeigt sich, dass auf den Schweineweiden die signifikant höchsten **Artenzahlen** auftreten. Dies gilt sowohl für die einzelnen Standorte hinsichtlich der Fangdaten bzw. der mittels Schätzverfahren ermittelten Gesamtartenzahl, als auch für die einzelnen Jahresfallen (Abb. 10a). Die Brachen nehmen eine intermediäre Stellung ein, während die konventionellen Grünlandflächen die geringste durchschnittliche Artenzahl aufweisen. Eine geringe Artenzahl (und hohe Aktivitätsdichten) gilt für stärker anthropogen beeinflusste Lebensräume – wie das hier behandelte Referenzgrünland – als charakteristisch (Heydemann 1964; Raths & Riecken 1999). Diese Unterschiede werden noch deutlicher, wenn man die zeitliche Entwicklung der Artenzahlen auf den einzelnen Nutzungstypen betrachtet (Abb. 27a). So ist auf den Schweineweiden eine kontinuierliche Zunahme zu verzeichnen, während sie auf den „normalen“ Wiesen und Weiden in ähnlichem Maße zurückgeht. Auf den Brachen herrschen über den Betrachtungszeitraum hinweg in etwa konstante Verhältnisse.

Diese Muster spiegeln sich auch in der gemessenen **Artendiversität** wider. Die Ergebnisse stützen dementsprechend die Ausgangshypothese. Je nach verwendetem Index fallen die Unterschiede zwischen den drei Nutzungstypen verschieden groß aus, die Schweineweiden besitzen aber durchweg die höchsten Werte (Abb. 24, Tab. 10). Die Brachen sind durch die größte Variabilität bei diesem Parameter gekennzeichnet (s.u.). Im Hinblick auf die Unterschiede zwischen Brachen und Schweineweide müssen diese Befunde allerdings relativiert werden, denn die *Rarefaction*-Analysen zeigen, dass die **Artenvielfalt** in größerem Umfang von der Aktivitätsdichte der jeweiligen Teilflächen bestimmt wird. Demnach ist auf den Schweineweiden in Lenzen und Tieringen eine nutzungsbedingt höhere Artenvielfalt vorhanden.

Insgesamt ist zu berücksichtigen, dass die vorliegenden Daten nur eingeschränkte Rückschlüsse auf eine **erfolgreiche Reproduktion** auf den jeweiligen Flächen zulassen.¹⁵ Ein nicht unerheblicher Teil der Artnachweise beruht auf Einzelfunden (vgl. *Rank-Abundance-Plot*). Daher ist nicht auszuschließen, dass es sich in diesen Fällen um aus Nachbarbiotopen eingewanderte Individuen handelt.

¹⁵ Durch den Nachweis frisch geschlüpfter, noch nicht ausgehärteter Tiere konnte für 43 Arten eine erfolgreiche Reproduktion belegt werden (vgl. Kap. 6 und Anhang).

Eine mögliche Erklärung für die deutlich höhere Artenvielfalt auf den Schweineweiden ist die unregelmäßige Störung durch die Wühltätigkeit (vgl. auch Kap. 6.6.2). Diese bewirkt eine höhere strukturelle Vielfalt der Flächen und somit eine Zunahme der für Laufkäferarten verfügbaren Nischen. Allgemein hat sich in der Ökologie mit der *Intermediate Disturbance Hypotheses* die Erkenntnis durchgesetzt, dass ein mittleres Level an Störungen entscheidend für hohe Diversität ist (Connell 1978). Als Störung im ökologischen Sinne werden hier diskrete Ereignisse aufgefasst – im Unterschied zu andauernden Vorgängen (Pickett & White 1985), welche zur partiellen oder kompletten Vernichtung pflanzlicher Biomasse führen (Grime 2001). Fehlen Störungen, können sich die konkurrenzkräftigsten Arten dauerhaft durchsetzen und eine geringe Artenzahl ist die Folge. Das gleiche Ergebnis ergibt sich bei sehr häufigen oder intensiven Störungsereignissen. Hier können nur wenige, stresstolerante Arten überdauern bzw. die Flächen neu besiedeln. Bei einem mittleren Störungsregime ist hingegen ein Nebeneinander von konkurrenzstarken und störungstoleranten Arten möglich.

Genau dieser Sachverhalt unterscheidet die hier betrachtete extensive Freilandhaltung zum einen von konventionellen Beweidungsformen, die eine möglichst homogene Grasnarbe – also ohne Störung – anstreben, und zum anderen von den in atlantisch geprägten Regionen verbreiteten Intensiv-Schweinehaltungen auf Äckern. Auf diesen wird die Störungsfrequenz (= Wühlen etc.) so hoch, dass nur noch extrem mobile Pionierarten in der Lage sind, dort temporär zu existieren.

Zu einer ähnlichen Interpretation kommen Melis et al. (2006b) bzgl. der Bedeutung des Elchs für den Erhalt artenreicher Carabidenzönosen in borealen Wäldern. Der Gesamtartenpool (γ -Diversität) war bei mittleren Beweidungsdichten am höchsten, auf lokaler Ebene korrelierten Artenvielfalt und Abundanz mit der Weideintensität. Die Bedeutung einer mittleren Weideintensität für die Vielfalt der Lauf- und Rüsselkäfer zeigen Suominen et al. (2003) am Beispiel von Rentieren in Lappland: Hier besteht ein Zusammenhang (Optimumskurve) zwischen den (mittleren) Deckungsgraden von *Cladina*-Flechten und der Käferdiversität. Dass die Artenvielfalt positiv auf Störungen reagiert und Laufkäfer gut an solche Bedingungen angepasst sind, beschreiben ebenfalls Martikainen et al. (2006) am Beispiel des Feuereinflusses in borealen Wäldern.

In mehrerlei Hinsicht sind die in dieser Arbeit erzielten Befunde bemerkenswert: Erstens stellen die konventionellen Referenzflächen keine homogene Gruppe aus Intensiv-Grünland dar, bei denen von vornherein mit einer geringeren tierökologischen Vielfalt zu rechnen war. Vielmehr handelt es sich bei der Wiese in Lenzen um eine Vertragsnaturschutzfläche, die erst spät im Jahr gemäht wird (15. Juni). In Tübingen erfolgt auf der Referenzfläche eine extensive Mutterkuhhaltung. Die Tatsache, dass aus unterschiedlichen Gründen an beiden Standorten keine Beprobung im 1. Untersuchungsjahr erfolgte (vgl. Kap. 3.2), macht sich zwar in der Gesamtartenzahl bemerkbar (Abb. 11), hat aber keinen Einfluss auf die durchschnittlichen Artenzahlen pro Jahresfalle und die *Rarefaction*-Analyse. Darüber hinaus ist die zugrunde liegende Stichprobe ($n=509$) ausreichend, um die Unterschiede zu belegen.

Zweitens wird in der Fachwelt die Bedeutung von Beweidung im Vergleich zur Mahd beim Erhalt artenreicher Grünlandökosysteme kontrovers diskutiert (z. B. Gardner et al. 1997). Ein direkter Vergleich der in anderen Arbeiten ermittelten Laufkäfer-Artenzahlen und Aktivitätsdichten lässt sich aufgrund der unterschiedlichen methodischen Voraussetzungen hinsichtlich Fallentyp, Fangdauer etc. nicht durchführen; Aussagen hinsichtlich der Entwicklungstendenzen hingegen schon.¹⁶

Insgesamt ist die Anzahl von vergleichenden Arbeiten, die sich mit der Reaktion von Laufkäfergemeinschaften auf unterschiedliche Landnutzung im Grünland befassen, geringer als erwartet. Möglicherweise ist die Schwierigkeit, nutzungsbedingte von standörtlich induzierten Differenzen zu trennen, hierfür mit verantwortlich (s.u.). Der positive Einfluss von extensiver Nutzung auf Diversität bzw. Artenreichtum ist jedoch wiederholt belegt (Blake et al. 1996; Dennis et al. 2004; Haysom et al. 2004; Luff & Rushton 1989).

Deutlich häufiger sind solche Untersuchungen in Wäldern (Bus de Warnaffe & Dufrene 2004; Koivula & Niemelä 2003; Martikainen et al. 2006) und besonders auf Äckern. Hier kommt Carabiden als generalistischen Prädatoren eine große Bedeutung in der natürlichen Schädlingsbekämpfung zu (Kromp 1999). Deshalb interessieren in erster Linie der Vergleich von konventionellen und ökologischen Anbaumethoden (Andersen & Eltun 2000; Clark 1999; Kromp 1989; Pfiffner & Luka 1999; 2003; Pfiffner & Niggli 1996), Flächenstilllegung (Büchs et al. 1999; Schnitter 1994), Schlaggröße (Schröter & Irmeler 1999), ökologischen Ausgleichsflächen (Raskin 1993; Welling et al. 1988) sowie verschiedenen Intensitätsstufen bei Dünger- bzw. Pestizideinsatz (Basedow 1987; 1990; Fan et al. 1993; Fournier et al. 1998; French et al. 1998; Kokta 1989; Langmaack et al. 2001; Navntoft et al. 2006; Pearsall & Walde 1995).

Tatsächlich konnten eine Vielzahl von vergleichenden Arbeiten im Grünland keine deutlichen Unterschiede der Laufkäferdiversität zwischen verschiedenen Bewirtschaftungsformen (Bonn et al. 1997 - Deichvorland von Elbe & Weser) bzw. zwischen genutzten und brachgefallenen Flächen aufzeigen (Dormann & Hildebrandt 1997; Löhn 1997; Müller 2001 - versch. Flusstäler). Ein Projekt zu den Auswirkungen unterschiedlicher Schafbeweidungsintensitäten im schottischen Hochland erbrachte auch keine Unterschiede in der Artendiversität (Cole et al. 2006), mitunter finden sich auch auf den intensiver genutzten Weiden höhere Artenzahlen (Cole et al. 2005). Melis et al. (2006a) stellen die Rolle des Rothirsches als Schlüsselart für die Gemeinschaftsstruktur der Carabiden heraus – Auswirkungen der Weideintensität auf die Artenvielfalt ergaben sich hingegen nicht.¹⁷ Die Ergebnisse von Vowinkel (1998) hinsichtlich der Artenzahlen auf Harzer Bergwiesen waren sehr uneinheitlich. Er geht sogar soweit, die Eignung von Laufkäfern für diesen Themenbereich komplett in Frage zu stellen. Auch die baden-württembergischen Bracheversuche (Brauckmann et al. 1997) und die Erhebungen von Raths & Riecken (1999) im Drachenfelder Ländchen ergaben keine eindeutigen Befunde

¹⁶ Hierbei muss berücksichtigt werden, dass die Nutzungsintensität eine ganz entscheidende Rolle spielt und einzelne Autoren die entsprechenden Begriffspaare möglicherweise anders verwenden. So konnten bspw. Grandchamp et al. (2005) einen Zusammenhang zwischen Nutzungsintensität und Arten- bzw. Individuenzahlen der Laufkäfer im Grünland des Schweizer Voralpenraums nachweisen. Wie die Autoren aber selber betonen, ist die Nutzung dort generell als extensiv einzustufen.

¹⁷ Allerdings bestand ein Zusammenhang mit der Aktivitätsdichte.

zur Frage des höheren Artenreichtums. Wenngleich Klieber et al. (1995) auch keinen Unterschied bzgl. der Arten- und Individuenzahl auf Brachen und unterschiedlich gemähten Wiesen ermitteln konnten, so war auf den Nutzflächen ein Rückgang stenök hygrophiler Arten zu verzeichnen; d. h. sie wurden durch weniger anspruchsvolle Laufkäfer ersetzt.

Vergleichende Analysen zu verschiedenen Nutztieren fehlen in Deutschland leider völlig. Insofern mag es überraschen, dass sich im Rahmen dieser Arbeit Unterschiede im Weidemanagement abzeichneten. So weist die Herbstweide am Schmandberg signifikant höhere Arten- und Individuenzahlen pro Jahresfalle auf. Dass dieses nicht das Ergebnis einer einseitigen Förderung eines bestimmten, an den Beweidungszeitpunkt angepassten Entwicklungstypus ist, zeigen die gleichgerichteten Aktivitätszunahmen von Frühjahrs- und Herbstarten auf Frühjahrs- und Herbstweide. Dennis et al. (1997) betonen die Bedeutung einer gemeinsamen Rinder- und Schafbeweidung im Schottischen Hochland, um die Artenvielfalt von Lauf- und Kurzflügelkäfern zu erhalten. Von vielen Studien und Autoren wird belegt, dass eine heterogene Vegetationsstruktur bzw. generell eine höhere strukturelle Vielfalt im Grünland sich positiv auf die Biodiversität auswirkt (Dennis et al. 1997; Gibson et al. 1992; McCracken & Tallowin 2004; Schulz 2002; Walther 1995). Als Paradebeispiel gelten Hudewälder bzw. Hudelandschaften mit jahrhundertelanger Tradition. Sie beherbergen heutzutage eine außerordentliche Artenfülle (Aßmann & Falke 1997).

Die Auswirkungen von Sukzessionsprozessen auf wichtige Kenndaten von Laufkäferzönosen thematisieren mehrere Arbeiten: Verschiedentlich wird von einer Artenzunahme zu Beginn gesprochen (Menke 2000; Topp 1982). Aufgrund der sich schnell ändernden strukturellen Charakteristika im Verlauf der Sekundärsukzession ist dies wenig überraschend. Purtauf et al. (2004) fanden in einer Grünland-Chronosequenz im Lahn-Dill-Bergland zu Beginn der Sukzessionsreihe die höchsten Artenzahlen. Bei Münch (1997) auf der Schwäbischen Alb waren hingegen die verbrachten, leicht verbuschten Kalkmagerrasen die diversesten. Mit letzteren Befunden steht in Einklang, dass Handke & Menke (1995) eine Zunahme von stenotopen Arten feststellten. Sie fanden zudem einen generellen Zusammenhang zwischen Alter der Brachen und Artenreichtum. Dafür gehen insbesondere Ufer- und Ackerarten, die im Grünland noch kleinflächig geeignete Bedingungen vorfinden, durch das Brachfallen verloren (Trautner & Bräunicke 1997). Auch Schulz (2002) weist darauf hin, dass beim direkten Vergleich von Standortspaaen sowohl die Gesamtartenzahl als auch die durchschnittliche Artenzahl pro Falle auf den beweideten Flächen deutlich höher lag. Zahn et al. (2007) registrierten ebenfalls eine Artenzunahme auf beweideten Teilflächen.

Besonders charakteristisch für Brachflächen sind geringere Individuenzahlen (Brauckmann et al. 1997; Rath & Riecken 1999; Topp 1982), die Tietze (1973c) auf den zunehmenden Humusanteil (= Streuschicht) zurückführt. Dieser Zusammenhang zeigt sich – anhand der signifikant höheren durchschnittlichen Aktivitätsdichte pro Jahresfalle auf den Schweineweid (vgl. Abb. 12) – auch auf den hier untersuchten Flächen. Tieringen stellt hierbei aufgrund der Lage und der geringen Flächengröße der Brache mit vermutlich deutlichen Randeffekten einen Sonderfall dar. Möglicherweise ist die hohe Aktivität auch auf eine ehemalige Ackernutzung der Flächen zurückzuführen (mdl. Mitt. Vowinkel).

Auch zwischen beweideten und gemähten Grünländern ist die Datenlage hinsichtlich der Arten- und Individuenzahlen heterogen: Menke (2000) vermeldet keinen negativen Einfluss der Beweidung, nach Grandchamp et al. (2005) ist der mittlere Artenreichtum auf Wiesen in den Schweizer Voralpen höher. Auf den Bracheversuchsflächen in Baden-Württemberg sind die Unterschiede zwischen gemulchten und beweideten Flächen geringer als die zu den Brachen. Insgesamt resümieren Brauckmann et al. (1997), dass extensive Beweidung die Artenvielfalt der Laufkäfer fördert. Die sich teilweise widersprechenden Resultate müssen nicht unbedingt überraschen, da nutzungsbedingte Effekte bzgl. der Artenvielfalt vielfach von großräumigeren Parametern der Landschaftsstruktur überlagert werden können (Vanbergen et al. 2005, vgl. Kap. 6 und 7).

Eine weitere mögliche Begründung für die hohen Artenzahlen bzw. die höhere -diversität der Schweineweiden lässt sich in den nachgewiesenen **ökologischen Anspruchstypen** und deren zeitlicher Entwicklung finden (Kap. 4.2.1.5). Die Hypothese lautet, dass von dem größeren Anteil Offenboden (Wühlstellen) v. a. licht- und trockenheitsliebende Arten sowie Bewohner vegetationsarmer Ufer profitieren. Generell wird angenommen, dass Grünland-Management trockenheitsliebende Arten begünstigt (Blake et al. 1996).

Tatsächlich nimmt auf den Schweineweiden in besonderem Maße die Aktivität von xerothermophilen Laufkäfern zu – unabhängig von den standörtlichen Voraussetzungen. In feuchtegeprägten Lebensräumen (Lenzen, Bruchtaue) kann das zum Einwandern neuer Arten führen z. B. aus angrenzenden Ackerstandorten. Ähnliche Resultate erzielte Schulz (2002) auf extensiven Rinderweiden im Eidertal. Dort führte – im Unterschied zu den Schweineweiden – die Beweidung parallel zum Rückgang hygrophiler Käfer. Bei Bewohnern vegetationsarmer, schlammig-lehmiger Ufer wurde auf den Schweineflächen ebenfalls eine Zunahme der Aktivität beobachtet. Auch Trautner (2006) betont, dass die von ihm untersuchten Wildschweinewühlstellen zu einer lokalen Bereicherung des Artenpools beitragen. Ca. 20 % der nachgewiesenen Arten stellen spezialisierte Bewohner von Störstellen dar, die in der umgebenden Waldlandschaft keine geeigneten Habitate finden würden.

Gleichzeitig bleiben die Vorkommen der meso- und hygrophilen Wald- und Offenlandsarten innerhalb des betrachteten Zeitraums erhalten. An einzelnen Standorten sinkt allerdings die Aktivitätsdominanz dieser Gruppen. In trockenen Lebensräumen (Schmandberg, Tieringen) können u. U. Habitatspezialisten die neu entstandenen Nischen besetzen.

Auf den Brachen fehlen aufgrund der geschlossenen Vegetationsdecke und meist dichten Streuaufgabe geeignete Habitate für xerophile und uferbewohnende Laufkäfer. Besonders bei ersteren sind qualitative und quantitative Rückgänge festzustellen (s. auch Trautner & Bräunicke 1997). Dagegen profitieren in erster Linie euryöke Arten und solche mit Bindung an Wälder. Für frühe Sukzessionsstadien gelten ein hoher Anteil an euryöken Arten als typisch (Schwerk & Abs 1995). Bei feuchtigkeitsliebenden Laufkäfern ist eine relative Zunahme der Aktivität zu konstatieren. Insgesamt kommt es demnach zu größeren Umwälzungen der Artengemeinschaft, die auch in den beobachteten höheren Turnover-Raten zum Ausdruck kommt (vgl. Kap. 4.4.2).

Den konventionell genutzten Grünlandflächen fehlen die extremeren Offenboden- bzw. hochwüchsigen Habitate, welche den Artenreichtum von Schweineweiden und Brachen ermöglichen, weitgehend. Bezüglich der ökologischen Ansprüche der nachgewiesenen Arten ändert sich im Untersuchungsverlauf kaum etwas – lediglich xero-thermophile Arten gehen zurück, was evtl. auch mit der feuchten Witterung in den Jahren 2001 und 2002 zusammenhängen könnte. Insgesamt wird auch diese Hypothese von den vorliegenden Ergebnissen bestätigt.

4.4.2 Veränderungen der Laufkäfergemeinschaften im Vergleich der Nutzungssysteme

Vorhandene Nutzungsgradienten bilden sich nicht immer in der Artenvielfalt von Laufkäfern ab (Vanbergen et al. 2005, vgl. voriges Kap.), da sich mitunter auch intensiv genutzte Flächen als hoch divers erweisen (Büchs 2001). Eine vergleichende Berücksichtigung der Zönose bzw. der Dominanzstruktur ist deshalb erforderlich (Cole et al. 2006; McFerran et al. 1994). Obwohl die vier Untersuchungsgebiete von den standörtlichen Voraussetzungen sehr unterschiedlich sind, zählen i.d.R. *Poecilus versicolor*, *Pterostichus melanarius*, *Amara communis* und *Poecilus cupreus* zu den Hauptarten (sensu Engelmann 1978). Alle vier Käfer sind in der Lage, ein weites Spektrum von offenen Kulturlandschaftsbiotopen zu besiedeln und erreichen im frischen Grünland ihre höchsten Dichten (Irmeler & Gürlich 2004). Zur Charakterisierung der Flächen sind deshalb die stetig auftretenden Begleitarten hinzuzuziehen (Tietze 1973a; b).

Unterschiede in den Artengemeinschaften sind bereits anhand der **Dominanzstrukturen** zu erkennen. Die *Rank-Abundance-Plots* weisen den Schweineweiden die ausgeglichene Verteilung zu (die Ausnahme Schmandberg deutet auf die ackerbauliche Nutzung in der Vergangenheit hin). Das konventionell genutzte Grünland wird am stärksten von Einzelarten dominiert. Signifikante Differenzen anhand des Dominanz-Index lassen sich allerdings nicht belegen. Gemeinschaften, die von wenigen Arten (oft Spezialisten) dominiert werden, sind ein Indiz für extreme Lebensräume (Schäfer & Tischler 1983). Ausgeglichene Dominanzverhältnisse sind hingegen charakteristisch für längerfristig konstante Umweltbedingungen, wie z. B. auf Brachen (Brauckmann et al. 1997; Handke & Menke 1995). Insofern scheinen Schweineweiden spezifische Qualitäten auszuzeichnen, die sie von „normalen“ Bewirtschaftungsformen abgrenzen.

Bei Carabiden sind bspw. intensiv genutzte Ackerzönosen (Schröter & Irmeler 1999; Tietze 1985) oder frühe Sukzessionsstadien auf Bergbauhalden (Schwerk & Abs 1995) durch unausgeglichene Dominanzstrukturen gekennzeichnet. Handke (1995) fand v. a. auf Äckern und im mesophilen Grünland sehr unausgeglichene Strukturen. Einen Vergleich der Laufkäfer-Dominanzverhältnisse in offenen und verbuschten Flächen vor und nach Wiedereinführung der extensiven Beweidung unternahm Wurth (2004). Demnach setzten sich auf den Steppenrasen nur wenige eudominante Arten durch – die Evenness sank deutlich. In den Verbuschungsstadien war hingegen die umgekehrte Entwicklung zu beobachten. Dies war in erster Linie auf die Zunahme der Aktivitätsdichte und Artenzahlen zurückzuführen.

Bessere Einblicke in die Effekte der Nutzung sind bei Betrachtung der einzelnen Standorte möglich, wobei an dieser Stelle neben der vergleichenden Beschreibung der Zönosen anhand der Aktivität auch die multivariate Analyse (Kap. 4.2.2.4) in die Diskussion einbezogen wird. Die Hauptanforderung im Sinne des Förderschwerpunkts des BMBF (vgl. Kap. 1), und demnach eine der Ausgangshypothesen ist, dass Schweinebeweidung in der Lage ist, den Artenbestand der untersuchten Grünlandbiotope weitgehend zu erhalten. Dies ist in den nun folgenden Beschreibungen der Standorte zu berücksichtigen.

Bruchtaue: Insgesamt nehmen die Artengemeinschaften der Bruchtaue eine vermittelnde Stellung zwischen den Feucht- und Frischwiesen ein (Tietze 1973b). Die Unterschiede zwischen den vier Teilflächen zeigen sich bereits auf der Ebene der „Hauptarten“. So sind lediglich drei dominante Carabiden – *Pt. melanarius*, *Pt. vernalis* und *P. versicolor* – auf allen Flächen in etwa gleich häufig. Insgesamt handelt es sich bei ihnen um typische Besiedler des mesophilen und intensiv genutzten Grünlands, die kaum differenzierende Aussagen über den Standort erlauben.

Charakteristisch für die Schweineweiden ist in erster Linie die Dominanz von *B. tetracolum* und *Pt. niger*, die auf den Vergleichsflächen nur selten gefangen wurden. Während ersterer ein typischer Bewohner von lehmigen Äckern ist (Irmeler & Gürlich 2004), gilt *Pt. niger* als ubiquitär (Müller-Motzfeld 2001). Hingegen ermittelten Rushton et al. (1990) einen Zusammenhang mit möglichst extensivem Grünlandmanagement. Weitere Arten mit höherer Aktivität auf den Schweineflächen präferieren normalerweise Äcker bzw. trockenes Wirtschaftsrünland, z. B. *A. plebeja*, *A. similata*, *Ag. sexpunctatum*, *Anch. dorsalis* oder *Ps. rufipes* (Irmeler & Gürlich 2004).

Auch zwischen beiden Beweidungsintensitäten (PI / PE) sind Unterschiede festzustellen: Mehrere hinsichtlich Bodenfeuchte und/oder Beschattung anspruchsvollere Arten, z. B. *Pt. nigrita*, *B. biguttatum*, *Platynus assimilis*, *Patr. atrofusus* und *Ag. viduum* erreichen auf der extensiver genutzten Schweineweide (PE) höhere Aktivitäten. Dies lässt sich gut mit den gemessenen strukturellen Veränderungen in Beziehung setzen: Auf den ganzjährig genutzten Flächen (PI) ist das Ausmaß an Offenboden größer und die Vegetation in oberen Straten lückiger (Abb. 37, Abb. 38), so dass mit einem trocken-wärmeren Mikroklima zu rechnen ist. Eine zwischen den Teilflächen unterschiedliche zeitliche Entwicklung konnte bei den genannten Arten allerdings nicht festgestellt werden. Auch die Ordinationsergebnisse zeigen, dass zum einen die Variabilität auf PE deutlich über der von PI liegt. Zum anderen verläuft die Entwicklung der im Winter nicht beweideten Fläche (PE) auch stärker in Richtung der 2. Achse, die als Verbrachungs- bzw. Vernässungsachse zu interpretieren ist.

Bzgl. der Ausgangshypothese kann festgehalten werden, dass alle häufigen Offenlandsarten auch nach drei Jahren Schweinebeweidung noch anzutreffen sind. Lediglich vier anspruchslose Carabiden, die zu Beginn in sehr geringer Aktivitätsdichte auftraten, verschwinden (*A. aenea*, *A. lunicollis*, *B. obtusum*, *Cal. melanocephalus*). Ob es sich in allen Fällen um autochthone Vorkommen handelte, ist zumindest zweifelhaft. Demgegenüber konnten sich acht Laufkäferarten neu etablieren, die meist typisch für Sümpfe/Nasswiesen und offene Ufer sind und z. T. auf der Vorwarnliste geführt werden (z. B. *Oodes helopioides*, *Pan. cruxmajor*).

Auf der Brache prägen hygrophile Laufkäfer neben anspruchslosen Offenlandsarten das Bild. So bevorzugt *Pt. anthracinus* sehr nasse Habitats (Bonn & Kleinwächter 1999) – er ist nach *Pt. melanarius* die zweithäufigste Art. Weitere Vertreter der Nasswiesen und Sümpfe sind *E. secalis*, *B. biguttatum*, *C. collaris* sowie die Begleiter *Oodes helopioides*, *Ag. fuliginosum*, *Ag. viduum*, *Pan. cruxmajor*, *B. mannerheimii* und *B. guttula* (Aßmann & Starke 1990; Balkenohl 1988; Rudolph 1976b). Viele dieser Arten, bei denen im Laufe der Untersuchung auch eine (z.T. signifikante) Zunahme beobachtet werden konnte, werden auch in der multivariaten Auswertung als Kennarten der Brachen ermittelt – d. h. sie weisen eine hohe Korrelation mit der 2. Achse auf (Abb. 30).

Zwei weitere dominante Arten – *C. fossor* und *Ag. muelleri* – haben ihren Aktivitätsschwerpunkt auf der Schaf-/Pferdeweide. Sie stellen dort mehr als ein Drittel aller Individuen. Typisch sind *Patr. atrofusus*, der seinen Schwerpunkt in feucht-frischen Wäldern erreicht (Irmeler & Gürlich 2004; Müller-Motzfeld 2001), sowie *N. brevicollis*, *L. pilicornis*, *B. quadrimaculatum* und *Trechoblemus micros*. Nach Rushton et al. (1990) weisen die beiden ersten eine signifikante Korrelation mit intensivem Grünlandmanagement auf.

Schmandberg: Dieser trocken-warme, ehemalige Ackerstandort mit stellenweise lückigem Bewuchs und einem hohen Anteil an offen anstehendem Kalkgestein weist unabhängig von der Nutzung eine ähnliche Laufkäferzönose auf. Ursächlich liegt das im eudominanten Auftreten von *Amara aenea* begründet, die ca. ein Drittel der Individuen stellt. Allerdings ist die zeitliche Entwicklung der Aktivitätsdominanz frappierend unterschiedlich. Während auf den Schweineweiden der Anteil dieses xerophilen Käfers nur geringen Schwankungen unterworfen ist, geht er auf der Brache von über 40 % auf unter 10 % zurück. Dass die Art positiv auf Störstellen im Grünland reagiert, zeigen die Ergebnisse von Vowinkel (1998) – er fand sie im Harz besonders häufig an Offenbodenstellen einer Umtriebsweide.

Auch die weiteren Hauptarten, *Br. crepitans*, *H. rubripes*, *Ps. rufipes*, *A. convexior*, *P. cupreus* und *P. versicolor*, zeigen Übereinstimmungen zwischen den Teilflächen. Die ersten beiden sind als xero-thermophil und charakteristisch für Halbtrockenrasen der Region einzustufen (Holste 1974), die übrigen besiedeln ein weiteres Spektrum von Offenlandslebensräumen. Insgesamt ist der Artenbestand mit Kalk-Halbtrockenrasen des Weserberglandes vergleichbar (ebd.). Allerdings bieten nur die Schweineflächen den anspruchsvollen Charakterarten der „extremen“ Halbtrockenrasen (Grosskopf 1989; Holste 1974, 50f), also *Callistus lunatus*, *O. azureus*, *O. puncticeps*, *Cal. fuscipes* und *Pan. bipustulatus*, geeignete Bedingungen (höhere Aktivität/Reproduktion). Tietze (1973b) zählt *Pan. bipustulatus* und *O. azureus* ebenfalls zu den typischen Vertretern der Halbtrockenrasen. Münch (1997) ermittelte für die Schwäbische Alb *Cic. campestris*, *O. azureus*, *O. puncticeps*, *O. puncti-collis*, *A. aenea*, *A. convexior* und *Cal. fuscipes* als Indikatorarten genutzter Magerrasen. Hingegen präferierte *Br. crepitans* dort verbrachte Flächen.

Auffällig ist die große Artenzahl der Gattung *Ophonus*. Diese meist herbstaktiven, streng spermophagen¹⁸ (= samenfressenden) Käfer besitzen Präferenzen für trocken-warme Habitats vom „*Daucus*-Typ“, wo günstige Nahrungsbedingungen herrschen (Zetto-Brandmayr 1990). Dies trifft besonders auf die Schweineweiden zu.

Es bestehen auch Unterschiede zwischen Frühjahrs- (PFr) und Herbstbeweidung (PHe).¹⁹ Eine höhere Aktivität auf PFr zeigten *Car. convexus*, *B. lampros*, *B. properans*, *Anch. dorsalis*, *Bad. bullatus* und *Not. palustris*; auf PHe hingegen *Cic. campestris*, *H. affinis* und *H. signaticornis*.²⁰ Während die Charakterarten von PFr eher zum frischen Grünland bzw. den Äckern vermitteln, sind die Laufkäfer der Herbstweide hinsichtlich Wärme und Trockenheit anspruchsvoller. Eine mögliche Erklärung liefert die strukturelle Ausstattung der beiden Flächen. Auch wenn sich für den Parameter Offenboden anhand der Mittelwerte andeutet, dass auf PFr größere Bereiche für xero-thermophile Arten zur Verfügung stehen, so ist dies als Artefakt der Mittelwertbildung bzw. aggregierten Darstellung zu interpretieren. Insgesamt wird während der herbstlichen Beweidung sehr viel intensiver gewühlt (vgl. Kap. 4.4.3). Dies lässt sich auch in den Jahren 2001 und 2002 anhand der Zahlen belegen. Lediglich in 2000 waren im Umfeld der Fallen nur geringe Rohbodenbereiche festzustellen. Das Lückenmittel – als Maß für die Einstrahlungssumme – liegt auf PHe ebenfalls deutlich höher (Abb. 38). Nach den Untersuchungen von Holste (1974), eignet sich besonders *Abax parallelepipedus* zur Charakterisierung der Standortbedingungen auf den Magerrasen des Weserberglandes. Demnach ist dessen „Aktivitätsdichte (...)“ umgekehrt proportional der Xerothermie eines Biotops“. Am Schmandberg tritt er regelmäßig auf der Brache, sehr selten auf der Frühjahrsweide und überhaupt nicht auf der Herbstweide auf.

Was den Erhalt der Offenlandsarten durch die Schweinebeweidung angeht, so ist am Schmandberg lediglich der Verlust von *Car. convexus* zu nennen. Alle anderen häufigeren Arten kommen weiterhin vor. Generell gelten *Carabus* spp. aufgrund der längeren Entwicklungsdauer und Körpergröße als empfindlich gegenüber intensiverer Nutzung (Blake et al. 1994; Cole et al. 2006). Dies erklärt im vorliegenden Fall aber nicht, warum die Art ebenfalls auf der Brache verschwand. Gleichzeitig konnten sich auf den Schweineflächen einige der erwähnten Charakterarten der Kalkmagerrasen neu etablieren (z. B. *A. equestris*, *Call. lunatus*, *Cic. campestris*, *H. signaticornis*, *O. melletii*).

Höhere Aktivitätsdominanzen erreichen auf der Brache einige Arten, die als leicht hygrophil gelten, aber eine Vielzahl von offenen bzw. leicht bewaldeten Lebensräumen besiedeln können: *A. lunicollis*, *A. communis*, *H. latus* und *Pt. vernalis*. Daneben dringen aus dem angrenzenden Kiefern-Mischwald zahlreiche Laufkäfer in die Fläche ein, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in Wäldern und Gehölzen besitzen, wie *Abax parallelepipedus*, *Pt. madidus*, *Leistus ferrugineus* und *Cychrus caraboides* (Müller-Motzfeld 2001). Die großen

¹⁸ Vertreter der Gattung *Harpalus* – auch *Pseudoophonus* – sind demnach eher omnivore Nahrungsopportunisten, die deshalb häufiger auf Äckern anzutreffen sind.

¹⁹ Diese beruhen allerdings nicht auf einer Beeinflussung einzelner Entwicklungstypen, vielmehr nimmt die Aktivität von Frühjahrs- und Herbstfortpflanzern auf beiden Teilflächen zu (vgl. Kap. 4.4.1).

²⁰ Bei der Mehrzahl der Arten kam es im Projektverlauf zu signifikanten Aktivitätssteigerungen (Tab. 13).

Aktionsräume von nachtaktiven Waldbewohnern, die hierbei regelmäßig auch in ungeeignet erscheinende Offenlandsbiotope vordringen, beschreibt auch Münch (1997). Nach Glück & Kreisel (1988) gilt die Waldart *Pt. madidus* als gegenüber schwankendem Mikroklima sehr unempfindlich. Das erlaubt ihr auch regelmäßig ins Offenland vorzudringen.

Die Ergebnisse der multivariaten Auswertung belegen in erster Linie die große Heterogenität des Standortes. Lediglich für die Fallen der Brache ist ein Zusammenhang mit den Parametern Streuschicht und Vegetationshöhe zu erkennen, welches sich in der Zunahme der Aktivität von *A. communis* und *A. lunicollis* niederschlägt. Die Schweineweiden-Proben folgen keinem eindeutigen Muster. Demzufolge sind auch die ermittelten Korrelationen mit den Artvorkommen ökologisch nicht einfach zu interpretieren (Abb. 31).

Lenzen: Für die Beurteilung und den Vergleich der ermittelten Artengemeinschaften lässt sich an der brandenburgischen Elbe auf eine vergleichsweise gute Datenbasis zurückgreifen. So sind im Rahmen mehrerer größerer Forschungsvorhaben („Elbe-Ökologie“, „Deichrückverlegung bei Lenzen“, „Dreifelderversuch“) Erfassungen der Laufkäfer mit unterschiedlicher Intensität erfolgt (u.a. Bonn et al. 1997; Herold 2001; Löhn 1997; Müller 2001).

In Lenzen wird die Ausbildung der Laufkäfer-Zönosen neben der Nutzung von einem Bodenfeuchtigkeits-Gradienten geprägt. Deutlich wird dies, wenn man die Aktivitätsdominanzen von z. B. *Ac. exiguus* und *B. gilvipes* als stenotop hygrophil auf der einen und *Pt. melanarius* und *Car. auratus* als meso- bis thermophile Laufkäfer auf der anderen Seite vergleicht: Letztere zählen nur auf der Mähwiese und in den trockeneren Bereichen von PF zu den dominanten Arten, bei den anderen ist es umgekehrt. Müller (2001) spricht in diesem Zusammenhang von „höher“ (trockener) und „tiefer“ (feuchter) gelegenen Grünlandflächen. Die Bedeutung des Feuchtgradienten zeigt sich auch an den Ergebnissen der Ordination. Die 1. Achse, welche hohe Korrelation mit dem Wasser- und Nährstoffgehalt des Bodens sowie Vegetationshöhe und Streuauflage aufweist, erklärt über 80 % der Datenvariabilität.

Insgesamt ist in Lenzen der Anteil an Arten mit Bindung an Feuchtstandorte sehr hoch, besonders auf der nassen Brache (BN), z. B. *Ac. exiguus*, *Ag. afrum*, *Ag. fuliginosum*, *Ag. viduum*, *B. biguttatum*, *B. gilvipes*, *Oodes helopioides*, *Pt. anthracinus*, *Pt. gracilis* oder *Pt. nigrita*. Sie korrelieren in hohem Maße mit der 1. Achse der Ordination (vgl. Abb. 32). Nach Müller (2001) zählen *Ac. exiguus* und *B. gilvipes* zusammen mit einer Reihe eurytoper Offenlandsbewohner (*Pt. melanarius*, *C. fossor*, *P. versicolor*, *Car. granulatus*, *H. latus*) zu den in der Elbaue flächig verbreiteten Laufkäfern, die auch in die Auwälder vordringen. Schliemann (2007) fand zwischen einigen Arten eine Korrelation der Aktivität mit dem Deckungsgrad der Vegetation bzw. der Besatzdichte (negativ). Hierzu zählen auch Vertreter der Brachflächen, wie *Car. granulatus*, *B. gilvipes* oder *B. guttula*.

Auf der nassen Schweineweide (PN) ist die Mehrzahl der Feuchtstandorts-Arten auch anzutreffen, ihre Aktivitätsdominanz ist jedoch zumeist deutlich geringer, z. B. bei *B. biguttatum* oder *Ag. afrum*. Stattdessen gelangen eher euryöke Offenlandsbewohner, wie *P. cupreus* und *Pt. melanarius* zur Dominanz; außerdem treten als Begleiter trockenheitslie-

bende Arten hinzu, etwa *H. affinis*, *Ps. rufipes*, *Microlestes minutulus*, die auf den Brachen fehlen. Diese „Bereicherung“ des Artenspektrums fällt auf der frisch-feuchten Teilfläche (PF) noch deutlicher aus: Hier haben sich die Dominanzverhältnisse weit in Richtung der Gemeinschaften des mesophilen Grünlands verschoben, leicht xero-thermophile Arten erreichen größere Aktivitäten (z. B. *A. aenea*, *A. tibialis*, *H. rubripes*, *Syntomus truncatellus*). Sie gelten in Brandenburg als Besiedler von Äckern, z.T. aber auch von Sandtrockenrasen (Scheffler et al. 1999). In der Elbaue sind sie für Sandrücken und höher gelegenes Grünland typisch (Müller 2001).

Ähnliche Befunde erzielte Herold (2001), der auf anderen Schweineweiden in der Lenzener Elbaue²¹ eine Förderung von xerophilen Arten, wie *A. aenea*, *A. bifrons*, *A. similata* und *A. tibialis*, feststellen konnte. Insgesamt weist PF die größte Heterogenität hinsichtlich der Fangergebnisse auf – dies lässt sich auch mit der standörtlichen Vielfalt in Einklang bringen. So ist auf der Teilfläche neben den trockeneren Partien auch eine Geländesenke mit einem größeren periodischen Qualmwassertümpel zu finden. Eine deutliche Entwicklungsrichtung von PF oder PN ist in der Ordination deshalb nicht zu ermitteln.

Weitere Profiteure der von den Schweinen geschaffenen Rohbodenflächen sind die Bewohner vegetationsarmer Ufer, wie *Ag. marginatum*, *Dyschirius* spp., *Elaphrus riparius* oder *B. varium* – auch wenn sie aus methodischen Gründen mit den eingesetzten Bodenfallen nicht repräsentativ bzw. z.T. gar nicht erfasst werden konnten.²²

Die Ergebnisse in Lenzen sind nicht ausreichend eindeutig, um eine Aussage bzgl. der Ausgangshypothese treffen zu können. Die Hauptarten der Gemeinschaft bleiben auf den Schweineweiden erhalten, aber eine Vielzahl von Nachweisen betrifft Einzelfunde in einzelnen Jahren. Zudem macht sich hier die hochwasserbedingte fehlende Sommer-Beprobung 2002 bemerkbar.

Die frisch-feuchte Brache nimmt vom Artenset her eine Zwischenstellung ein. Dominant sind gleichermaßen Feuchtgrünland- und anspruchslose Arten. Die multivariate Analyse belegt nur geringe Änderungen im Verlauf der Untersuchung entgegen der Feuchtigkeitsachse. Die extensive Mähwiese wird sehr gut durch das eudominante Auftreten von *P. versicolor* sowie von *Car. auratus* charakterisiert. Der Goldlaufkäfer wird auch von Müller (2001) gemeinsam mit *Pt. longicollis* und *Pt. macer* als kennzeichnend für die binnendeichs und höher gelegenen Grünlandflächen genannt. Diese Arten treten dementsprechend auf PF und BF auf. Feuchtearten sind auf der Wiese ähnlich selten wie auf PF, allerdings fehlen die meisten der xerophilen Käfer der Schweineweide. Im Unterschied zu meinen Ergebnissen fand Müller (2001) beim Vergleich der Laufkäfergemeinschaften von Sukzessionsflächen bzw. Auwaldanpflanzungen und genutztem Grünland keine bedeutsamen Differenzen.

²¹ Die in der Zwischenzeit ebenfalls mit Auwald aufgeforsteten ehemaligen Schweineweiden lagen ca. 1 km nordwestlich, ebenfalls binnendeichs. Die Erhebungen erfolgten 1996, die Zielsetzung war Auwaldförderung (Micklich et al. 1996).

²² In den stark bewühlten Wechselwasserzonen konnten keine Fallen eingesetzt werden.

Ein direkter Kontakt der Weide zur Elbe (die Flächen lagen hinter dem Deich) hätte noch eher zur Herausbildung typischer Uferstrukturen mit entsprechenden Auswirkungen auf die Zusammensetzung der Laufkäfer-Taxozönose führen können. Trotzdem können auch schon jetzt eine Vielzahl der dominierenden Arten des Elbufers (Bonn et al. 1997; Bonn & Kleinwächter 1999) auf der Schweineweide angetroffen werden.

Tieringen: Vom Artenspektrum und dessen Dominanzstruktur lassen sich alle Teilflächen am Standort Tieringen als Wirtschaftsgrünland charakterisieren (Tietze 1973b). Als Hauptarten treten *P. versicolor*, *Pt. melanarius*, *A. communis* und *B. lampros* auf, die auch Münch (1997) für die Schwäbische Alb als Indikatorarten des mesophilen Graslands benennt. Allerdings trennen sich die genutzten Teilflächen sehr deutlich von der Brache. Typisch für letztere ist das eudominante Auftreten von *A. communis* sowie die hohe Aktivität von *E. secalis*, *A. lunicollis*, *B. obtusum* und *Cal. melanocephalus*. Besonders erstere gelten nach Vowinkel (1998) als typisch für Grünlandbrachen in montanen Lagen. Die bei Tietze (1973a) für montanes Grünland genannten Charakterarten *A. montivaga* und *A. nitida* treten in Tieringen nur vereinzelt auf.

Interessanterweise erreichen auch verschiedene Arten der Gattung *Carabus* höhere Aktivitätsdichten auf der Brache, obgleich aufgrund des Raumwiderstands das Gegenteil zu erwarten wäre. Demnach wäre es denkbar, dass die ganzjährige Beweidung sich schädigend auf die Käfer und ihre Larvenstadien auswirkt. Auf die Empfindlichkeit von *Carabus*-Arten gegenüber intensiver Nutzung wurde bereits hingewiesen (Blake et al. 1994). Cole et al. (2006) belegen die Abhängigkeit der Aktivitätsdichte von der Beweidungsintensität (Schafe). Wurth (2004) vermutet, dass ab einer bestimmten Beweidungsintensität große, flugunfähige Arten, z. B. *Carabus* spp., nicht mehr überleben können und Schulz (2002) bemerkt negative Auswirkungen selbst bei extensiver Rinderbeweidung. Allerdings kommen bei diesen laufaktiven und relativ mobilen Tieren die geringe Flächengröße der Brache und entsprechende Randeffekte ebenfalls als Erklärungsansatz in Frage.

Die Entwicklungsrichtung der Fallenfänge folgt in der Ordination der bestimmenden 2. Achse, die sich als Nutzungs-/Verbrachungsgradient interpretieren lässt. Die genannten Arten weisen hohe Korrelationen mit dieser Achse auf (Abb. 32).

Die Nutzflächen (Rind + Schwein) zeichnen sich durch hohe Aktivitäten von *Pt. melanarius*, *P. cupreus* und *Ps. rufipes* aus und sind in 2002 deutlich anhand der Ordinationsergebnisse zu trennen. Bestimmend für die Rinderweide ist die Häufigkeit von *B. lampros*, *A. aenea* und *L. pilicornis*. Die Ordination legt nahe, dass eine positive Entwicklung in Richtung der 1. und 2. Achse abläuft. Ihren Aktivitätsschwerpunkt auf der Schweineweide haben in erster Linie zahlreiche Arten der Gattung *Amara* (z. B. *A. similata*, *A. familiaris*, *A. plebeja*, *A. aulica*, *A. bifrons*, *A. eurynota*, *A. consularis*), wobei die letzten drei als xero-thermophil bzw. psam-mophil gelten (Müller-Motzfeld 2004) und zu den Halbtrockenrasen überleiten (Münch 1997; Tietze 1973b). Auch *Cal. fuscipes* und *Tr. quadristriatus*, beide mit Schwerpunkt auf den Schweineflächen, erreichen auf genutzten Wacholderheiden der Alb ihre höchste Abundanz

(Münch 1997). Tatsächlich sind am südöstlichen Rand der Fläche noch kleine Magerrasen-Fragmente erhalten, die als Herkunftsort gedient haben könnten (Neugebauer 2004).

Bzgl. der Ausgangshypothese bleibt festzuhalten, dass die typischen Offenlandsarten bei Schweinebeweidung weiter anzutreffen sind. Einige Carabiden mit zu Beginn sehr geringer Aktivitätsdichte verschwinden (*A. nitida*, *B. 4-maculatum*, *Pt. madidus*). Demgegenüber konnten sich fünf Arten mit Bindung an trocken-warme Lebensräume neu etablieren (z. B. *A. bifrons*, *A. consularis*).

Entwicklungstrends der Einzelarten

Die Tab. 11 bis Tab. 14 machen deutlich, dass sich in den einzelnen UG für eine Vielzahl von Laufkäferarten je nach Landnutzung signifikante Änderungen in der Häufigkeit ergeben. Von besonderem Interesse ist hierbei die Frage, ob sich über die Grenzen der verschiedenen UG hinweg gleiche Trends bei einzelnen Arten erkennen lassen. Demnach werden auf den Schweineflächen vor allen Arten der Gattung *Amara* und der Unterfamilie Harpalinae gefördert. Diese zeichnen sich durch ihre weitgehend granivore (Gattungen *Amara*, *Diachromus*, *Ophonus*, vgl. Zetto-Brandmayr 1990), z.T. omnivore Ernährungsweise (*Harpalus* spp.) aus, dies gilt mitunter auch bei den Larven (z.B. Fawki & Toft 2005; Hartke et al. 1998; Jorgensen & Toft 1997). Imagines der Harpalinen sind überwiegend im Herbst zur Samenreife anzutreffen. Mitunter werden bestimmte Arten auch als Kulturpflanzenschädling bezeichnet, z. B. *Ps. rufipes* in Erdbeerkulturen (vgl. Luff 1980) bzw. *A. ovata* und *A. similata* in Rapsfeldern (Luka et al. 2000).

Die durch die Wühltätigkeit induzierte heterogene Vegetationsstruktur auf den Schweineweiden, mit Wechsel von kurz- und langgrasigen Bereichen (vgl. Kap. 4.3), begünstigt das Auftreten von fruchtenden Kräutern und Gräsern (Micklich et al. 1996), die den genannten Arten bessere Nahrungsbedingungen bieten sollte. So sind vergleichbare Effekte aus ökologisch bewirtschafteten Äckern bekannt, in denen bspw. die Aktivität von *A. plebeja*, *A. familiaris* und *Diachromus germanus* deutlich zunahm (Luka et al. 2000; Pfiffner & Luka 1999) bzw. die Artenzahl der Harpalinae und Gattung *Amara* anstieg (Volkmar & Kreuter 2006). Mehrere Autoren beschreiben den Zusammenhang zwischen der Diversität von Pflanzen und phytophagen Laufkäfern in verschiedenen Bereichen der Agrarlandschaft (Holland & Luff 2000; Kinnunen & Tiainen 1999; Thomas et al. 2001).

Auf den Vergleichsbrachen profitierten insgesamt drei Arten unabhängig vom Standort: *A. lunicollis*, *H. latus* und *Pt. strenuus*. Es handelt sich bei ihnen um relativ eurytope Arten (Irmeler & Gürlich 2004), die allerdings Präferenzen für dichtere Vegetationsbestände mit feuchterem Mikroklima besitzen (den Boer & van Dijk 1994; Rushton et al. 1990). Insofern sollten die Brachen besser als Lebensraum geeignet sein als die Vergleichsflächen. Für das Referenzgrünland leiten sich aufgrund der Datenlage keine Tendenzen ab.

Ähnlichkeit der Teilflächen und Arten-Turnover

Die **Dominanzidentität** belegt, dass generell zwischen den genutzten Grünlandflächen (Schwein, Referenzgrünland) deutlich größere Übereinstimmungen bestehen als mit der Brache. In Lenzen spielt neben der Nutzung auch der Feuchtegradient eine bestimmende Rolle. So besitzen bspw. BF und PF ein hohes Maß an Ähnlichkeit. Am Schmandberg sind Unterschiede auf Niveau der Dominanzen generell gering (Ähnlichkeit >75 %).

Eine der zentralen Ausgangsannahmen zu Projektbeginn war, dass sich die Schweineweiden aufgrund der hohen raum-zeitlichen Dynamik durch einen höheren Arten- bzw. Individuen-Turnover²³ auszeichnen als die anderen Nutzungstypen. Entgegen dieser Annahme ist der **Arten-Turnover** auf den Brachen am höchsten. Auch Schulz (2002) fand eine geringere Turnoverrate der Carabiden auf beweideten Flächen als auf ungenutzten Vergleichsflächen. Melis et al. (2006b) ermittelten einen Rückgang der β -Diversität (Turnover) mit zunehmender Weideintensität von Elchen. Die Ursache ist wohlmöglich in der stärker konservierenden Wirkung der (Schweine)Beweidung zu suchen. So ist bekannt, dass frühe Sukzessionsprozesse stärker von Kolonisation geprägt sind (Purtauf et al. 2004). Gleichzeitig weisen die Autoren auf das schnelle Verschwinden von Ackerarten auf extensivierten Flächen hin. Hier vollziehen sich ähnliche Prozesse: Auf den Brachen verschwinden Offenlandsarten und Waldcarabiden kommen hinzu; hingegen erhalten die Schweineflächen das Potenzial an Offenlands-Arten. Für Arten mit Bindung an Gehölze verbessern sich die Bedingungen dementsprechend nicht. Werden allerdings Gehölzbestände beweidet, so ändern sich die Vorzeichen: eine Rinderbeweidung förderte in Knicks (= Wallhecken) die Artenzahl der Laufkäfer deutlich, da die Waldarten erhalten blieben und Offenlandbewohner in die Bestände vordringen konnten (Schulz 2002). Als potenzieller Einflussfaktor scheidet das Ausbreitungspotenzial der Käfer – differenziert nach der Flügelausbildung – aus. Purtauf et al. (2004) fanden keinen Zusammenhang mit dem Arten-Turnover.

Weitere Erklärungsansätze sind im jungen Alter und der zumeist geringen Größe der Brachen zu suchen. Auf die Tatsache, dass es zu Beginn von Sukzessionsprozessen vielfach zu einer Zunahme der Artenzahlen kommt, bevor sich ein neuer Gleichgewichtszustand einpendelt, wurde bereits hingewiesen. Die geringe Größe macht die Brachflächen anfälliger gegenüber Randeffekten. Insbesondere in Tieringen ist zudem allein aufgrund der hohen Aktivitätsdichte auf der Brache mit mehr Arten und einem entsprechend höheren Turnover zu rechnen (vgl. *Rarefaction*). Die Daten zum Turnover differenzieren zudem nicht zwischen reproduzierenden und nur zufällig auftauchenden Einzeltieren.

Interessanterweise besteht auf den Schweineweiden durchaus ein Zusammenhang zwischen Turnoverrate und Offenboden als wichtigstem Effekt der Wühltätigkeit. Auch Artenzahl und Offenboden sind – bei Berücksichtigung aller Nutzungen – korreliert (vgl. Kap. 4.4.3). Dies entspricht den Ergebnissen des TP Vegetationskunde (Neugebauer et al. 2005b).

²³ Um dies zu belegen, wurde im UG Bellersen mit individuellen Markierungsversuchen der größeren Arten begonnen. Aufgrund zu geringer Wiederfangraten wurde dieser Versuch aber wieder eingestellt und sich auf den Arten-Turnover konzentriert.

Allerdings konnten Neugebauer et al. (2005c) für Gefäßpflanzen die Hypothese bestätigen, dass der größte Arten-Turnover auf den Schweineweiden auftritt. An Aussagen mit allgemeiner Gültigkeit bleibt festzuhalten, dass:

- nach anfänglicher großer Ähnlichkeit der verschiedenen Teilflächen die Artengemeinschaften langsam unähnlicher werden.
- die größeren Änderungen des Artenbestands i.d.R. zwischen dem 1. und 2. Jahr erfolgen.
- standörtliche Gradienten (z. B. Bodenfeuchte) mehr die Artenähnlichkeit beeinflussen als die Nutzung (Lenzen).
- sich auch bei unterschiedlichem Management der Artenbestand der Schweineweiden einander annähert (Schmandberg).

4.4.3 Einfluss von Weideschweinen auf die Struktur des Grünlands

Die Einflusswege von Weidetieren auf die Struktur und Zusammensetzung von Grünlandbiotopen sind im Wesentlichen drei Gruppen zuzuordnen, wobei nur die ersten zwei direkte Einflüsse auf die Laufkäfergemeinschaften entfalten und deshalb vertiefend betrachtet werden: 1.) Entnahme pflanzlicher Biomasse und Fraßpräferenzen, 2.) Mechanische Verwundungen der Bodenoberfläche bzw. der Vegetation (Wühlen, Tritt) und 3.) Nährstofftranslokation (vgl. Kap. 1).

Wühlen und Tritt

Die Wühl- und Weidetätigkeit der Schweine führt zu einer signifikant niedrigeren und allgemein lückigeren Vegetation sowie einem größeren Anteil an Offenboden. Die Erdoberfläche wird signifikant unebener, die „Bodenrauigkeit“ im Grünland steigt (Abb. 45). Dies bestätigt die Ausgangshypothese hinsichtlich einer höheren strukturellen Vielfalt und dürfte einen wichtigen Einfluss auf die beobachtete Zunahme der Artenvielfalt ausüben (vgl. Kap. 4.4.1). Ähnliche Beobachtungen hinsichtlich der Bodenoberfläche schildern Zehm et al. (2004) beim Pflegeeinsatz einzelner Wollschweine auf Sandmagerrasen. Auf den gut grabbaren Sandböden wird das Relief um bis zu 60 cm Höhe verändert.

Zwei Faktoren sollten einen entscheidenden Einfluss auf das Wühlverhalten haben:

1. die Grabfähigkeit des Bodens,
2. die Dauer der Beweidung bzw. das Weidemanagement.

Ganzjährig beweidete und feucht-nasse Standorte wie die Bruchtaue sollten dementsprechend eigentlich größere Rohbodenbereiche während der Vegetationsperiode aufweisen. Genau dies ist bemerkenswerter Weise nicht der Fall (Abb. 36).²⁴ Vielmehr folgen die festgestellten Rohbodenanteile den postulierten Gesetzmäßigkeiten nur in Ansätzen: die mit Abstand größten Anteile sind in Tieringen (Mittelwert >40 %), gefolgt von Lenzen zu finden. Die übrigen Standorte unterscheiden sich trotz sehr unterschiedlicher abiotischer Bedingungen und unterschiedlichen Weidemanagements kaum (Mittelwerte ~20 %). Zu berücksichtigen ist hierbei, dass es sich um Mittelwerte verschiedener Fallenstandorte über das Sommerhalbjahr handelt. Aufgrund der je nach UG differenzierten Raumnutzung der Schweine (Flegler et al. 2005) kann es sein, dass die Lage der Bodenfallen nicht das reale Ausmaß an Bodenverwundungen/Störstellen widerspiegelt. So sind die saisonalen Weideeffekte am Schmandberg bspw. gar nicht zu erkennen – während der Weidetätigkeit auf der Fläche aber schon! Außerdem führt die Auszäunung der Fallen während der Fangperiode zu einer Verschleierung möglicher Unterschiede. Allerdings bestätigen auch die Daten der Dauerbeobachtungsflächen des TP Vegetationskunde, dass in Tieringen die größten Offenbodenflächen auftreten (Neugebauer 2004). Demnach würde das Ausmaß nicht nur von der Beweidungsdauer und dem Ausmaß an Wühltätigkeit, sondern von der Wüchsigkeit der Standorte – also der Regenerationsfähigkeit der Vegetation bestimmt. Diese ist auf den flachgründigen und trockenen Flächen in Tieringen deutlich geringer als in der produktiven Bruchtaue (ebd.).

Weitere Einflussfaktoren für das Wühlverhalten könnten sowohl in der Witterung als auch in bestimmten Habitatstrukturen begründet liegen. Nach Zehm et al. (2004) spielen demnach der Anteil an Grasbedeckung – v. a. mit Landreitgras (*Calamagrostis epigejos*) – eine Rolle beim Ausmaß der Wühltätigkeit. Auf den von ihnen untersuchten Sandrasen sind lückig bewachsene Bereiche die Initialstadien für einen sukzessive erfolgenden flächendeckenden Umbruch. Diese Muster sind auch zwischen den Jahren weitgehend stabil – gut grabbare Bereiche werden auch in der Folgezeit bevorzugt umgebrochen (ebd.). Auch dies lässt sich in dieser Studie bestätigen. Die deutlichsten Änderungen hinsichtlich der betrachteten Parameter vollzogen sich stets zwischen dem 1. und 2. Jahr der Beweidung.

Weiterhin wäre zu erwarten, dass mit zunehmender Besatzdichte auch der Rohboden-Anteil zunimmt, d. h. mehr Schweine schaffen mehr Wühlstellen. Dass sich dieser Zusammenhang nicht zeigt, belegt die Bedeutung des Standorts, der Schweine (nicht jedes Tier/jede Rasse wühlt gleich gerne) und des Weidemanagements (Zufütterung, s.u.). Verhaltensuntersuchungen haben gezeigt, dass die Wühltätigkeit von im Freiland gehaltenen Schweinen im Jahresverlauf zunimmt (Micklich 1996). Parallel sinkt der Anteil der Zeit, die mit Gras – als Hauptform der Nahrungssuche – zugebracht wird (Flegler et al. 2005). Vor diesem Hintergrund lässt sich nachvollziehen, wie sich die Strukturparameter Vegetationshöhe und Offenboden im Jahresverlauf verändern (Abb. 39, Abb. 40). Gleichzeitig spielen hier noch Faktoren des Weidemanagements, z. B. Beweidungsdauer oder Zufütterung, eine Rolle. Besonders letztere bestimmt das Verhältnis zwischen Gras und Wühlen: Je mehr Futter

²⁴ Die Ergebnisse beziehen sich aber nur auf den Zeitraum April bis Oktober – im Winterhalbjahr wurden regelmäßig bis zu 100 % der Fläche in der Bruchtaue umgebrochen...

die Schweine bekommen, desto weniger wird gegrast und mehr gewühlt. Dies könnte eine weitere Erklärung für die hohen Rohbodenanteile in Tieringen sein, da hier das größte Maß an Zufütterung erfolgte. Die Wühltätigkeit würde demnach mehr auf Neugier beruhen bzw. dem Erkundungsverhalten dienen (Flegler et al. 2005). Es ist aber unstrittig, dass beim Wühlen auch in größerem Umfang Nahrung, v. a. eiweißreiche Kost (z. B. Schnecken, Regenwürmer, Rhizome), aufgenommen wird.

Hinzu kommt, dass auf den Flächen mit ganzjähriger Beweidung (Bruchtaue – PI, Tieringen) in den Wintermonaten praktisch die komplette Fläche umgearbeitet wird. Im Zeitraum Februar-März sind kaum noch Vegetationsreste auf bestimmten Vorzugsbereichen anzutreffen. Dieser Faktor wird bei einer auf die Vegetationsperiode beschränkten Untersuchung nicht berücksichtigt. Inwieweit es hierdurch zur Schädigung der Larvallebensräume der Laufkäfer kommt, ist nicht bekannt, wäre für ein vertiefendes Verständnis der Schweinebeweidung aber von Interesse.

Neben der eigentlichen Wühltätigkeit werden dichte Vegetationsbestände auch durch das Anlegen von Pfaden geöffnet bzw. strukturiert (Neugebauer et al. 2005b). Je nach Frequenzierung kommt es auch hier zur Ausbildung von Rohböden.

Die Schaffung von Offenboden-Störstellen im Grünland ist kein alleiniges Merkmal des Weidetiers Schwein. Je nach Beschaffenheit des Bodens (z. B. Wassergehalt), der Masse des Tiers sowie des Weidemanagements (Besatz, Dauer) können auch in anderen Extensiv-Nutzungen umfangreiche Tritts Spuren entstehen (Knauer 1992; Wagner et al. 2004). Dies ist z. B. für die winterliche Außenhaltung von Rindern charakteristisch und wird generell in Feuchtgebieten sowie im Uferbereich von Fließ- und Stillgewässern von der Landschaftspflege nach wie vor kontrovers diskutiert (z.B. pro: Barth et al. 2000; Grell et al. 1999; Hill et al. 1999; Schulz & Reck 2004; Wichmann et al. 2000); (kontra: Manzke & Podlousky 1995; Meier 1995; Rinne 1989; Wagner et al. 2001). Im Grunde lassen sich hierfür keine einheitlichen Empfehlungen treffen. Erforderlich sind einzelfallbezogene und vom Tierbestand bzw. Weidemanagement her angepasste Lösungen.

Für Pferdeartige wird aufgrund der Hufeisen von einem größeren Effekt des Tritts ausgegangen – ein Einsatz in empfindlichen Feuchtlebensräumen sollten nur in Ausnahmefällen erfolgen (Becker & Schmidt 2002). Zudem gehört das regelmäßige Wälzen sowie das Ausgraben von Wurzeln mit den Hufen zum natürlichen Verhaltensrepertoire von Eseln und Pferden. Dies begünstigt die Ausbildung von Rohbodenbereichen (Zehm et al. 2004). Eine besonders große Bedeutung bei der Schaffung von Störstellen wird dem Elch (*Alces alces*) zugeschrieben. Dordel (2004) beschreibt positive Effekte einer großflächigen Gehegehaltung auf konkurrenzschwache Pflanzenarten. Im Unterschied zu den Weideschweinen sind diese Nutz- bzw. Wildtiere nicht in der Lage, in größerem Umfang diese offenen Flächen auch im Jahresverlauf als möglicherweise bedeutende Komponente des Grünlands zu „erhalten“. Rohbodenstellen beschränken sich in anderen Extensiv-Weidesystemen im Sommer i.d.R. auf Viehpfade oder bevorzugte Aufenthaltsbereiche (Futterstellen, Unterstände).

Eine Sonderrolle bei dieser Betrachtung kommt sicherlich den wilden Verwandten der Weideschweine zu. In den vergangenen Jahren haben sich Wildschweine in vielen Regionen

Deutschlands so stark vermehrt, dass in waldnahen und störungsarmen Bereichen Grünland großflächig umgebrochen werden kann. Dies kann mitunter auch positive Auswirkungen auf die floristische Artenvielfalt entfalten (Simon & Goebel 1999; Treiber 1997). In der Mehrzahl der Fälle lässt sich das Ausmaß an Wühltätigkeit aber nicht mehr mit einer extensiven Beweidung vergleichen.

Fraßpräferenzen und Vegetationsstruktur

Im Vergleich der Nutzungstypen bestätigen die Ergebnisse die Erwartungen: auf den Brachen kommt es zur Akkumulation von pflanzlicher Biomasse („Streuschicht“) sowie zur Ausbildung höherer und dichter Vegetationsbestände. In der Summe wird hierdurch das Mikroklima hin zu kühl-feuchteren Verhältnissen verändert. Entsprechende Befunde hinsichtlich der Vegetationsstruktur sind in anderen vergleichenden Untersuchungen zur Beweidung beschrieben (Humphrey & Patterson 2000). Zehm (2004) unterscheidet drei Typen der Heterogenitätsveränderungen durch Beweidung, die sich in der Form auch auf den verschiedenen Schweineweiden-Standorten wiederfinden.

- Typ 1: Heterogene Beweidung – intensiv (= kurzrasig) rund um eine solitäre gemiedene Pflanzenart (z. B. *Rumex obtusifolius* in der Bruchtaue, s.u.).
- Typ 2: Heterogene Beweidung – leichte Beweidung an fast allen Arten, starker Aufwuchs einer bestandsbildenden Art (z. B. *Daucus carota* am Schmandberg).
- Typ 3: Homogene Beweidung – gleichmäßiger Verbiss aller Arten auf einer Höhe (z. B. Flutrasen in der Bruchtaue).

Im Zusammenspiel mit der Wühltätigkeit sind die räumlich heterogenen Nutzungsmuster nicht nur auf der Ebene der ganzen Fläche (Linhard et al. 2005), sondern auch im Kleinen zu erkennen. Ähnliches berichtet Zehm (2004) von schafbeweideten Sandrasen. Unterschiede hinsichtlich der Bodenfeuchte oder Nährstoffversorgung des Standortes (ebd.) lassen sich bei den Schweinen hingegen nicht feststellen.

Allgemeine Fraßpräferenzen der Schweine²⁵ scheinen – vielleicht aufgrund der omnivoren und eher opportunistischen Ernährungsweise (Briedermann 1990) – für die Struktur weniger entscheidend. So nennen Flegler et al. (2005) mind. 99 Pflanzenarten, die im Laufe der Untersuchungen als Nahrung genutzt wurden. Insgesamt spielen auch zahlreiche andere Faktoren wie Jahreszeit, Artenkombination, Futterqualität, aber auch Weidemanagement (Zufütterung) für die Nahrungswahl eine entscheidende Rolle. Für die konkrete Ausbildung der Vegetation auf den Schweineflächen sind v. a. die Arten von Bedeutung, die gemieden werden. So kam es in der Bruchtaue zur Entwicklung sehr einförmiger Dominanzbestände aus Stumpfbältrigem Ampfer (*Rumex obtusifolius*), in Tieringen war Wiesen-Kerbel (*Anthrisc-*

²⁵ Die Verhaltensbeobachtungen zeigten aber auch deutliche individuelle Vorlieben einzelner Tiere auf.

cus sylvestris) das wichtigste Weideunkraut (Typ 1, s.o.). Auch Zehm et al. (2004) betonen das heterogene Nutzungsmuster durch Wollschweine; hierbei wurde zuerst die oberirdisch vorhandene Phytomasse abgeweidet, dann aber verstärkt Rhizome und Wurzeln ausgegraben sowie Gehäuseschnecken verzehrt. Bereits umgebrochene Flächen wurden in der Folge weniger zur Nahrungsaufnahme genutzt.

Von anderen Weidetieren sind in größerem Maße spezielles Fressverhalten bzw. Fraßpräferenzen beschrieben, die in Abhängigkeit der Besatzdichte sehr einschneidenden Einfluss auf die Vegetationsstruktur entfalten können. So gilt bspw. das Schaf als sehr wählerisch und verbeißt bei geringen Dichten nur die bevorzugten Pflanzen, was mosaikartig zu Verbrachungserscheinungen führt (Dennis et al. 2008). Zehm et al. (2004) beschreiben eine ausgeprägte Fraßphänologie von den bevorzugten zu den unbeliebtesten Arten. Gleichzeitig werden im Unterschied zum unspezifisch fressenden Rind die Pflanzen sehr tief abgebissen, was ebenfalls Auswirkungen auf die Bestandsstruktur nach sich zieht (Hester & Baillie 1988; Porzig & Sambras 1991). Ziegen präferieren einen höheren Anteil an Gehölzbestandteilen in ihrer Nahrung und werden deshalb gerne in verbuschten Habitaten eingesetzt (z. B. Rahmann 2000; Zehm 2002). Bei Eseln konnten Zehm et al. (2004) Vorlieben für hohe Gräser und Leguminosen und einen hohen Phytomasse-Entzug ermitteln. Im Winter werden ebenfalls Gehölze verbissen.

Als besonders vorteilhaft werden extensive Beweidungssysteme mit verschiedenen Nutztierarten („*Mixed grazing*“) angesehen (Riecken et al. 2004), da sich die unterschiedlichen Ernährungsstrategien gut ergänzen – z. B. Wiederkäuer und Nicht-Wiederkäuer bzw. „*Grazer*“ und „*Browser*“ (vgl. Bunzel-Drüke 2004) – und zu einer weiteren Diversifizierung der Vegetationsstruktur bzw. -zusammensetzung beitragen. Konkret belegen dies Beispiele aus Südhessen (Zehm 2002), den Niederlanden (Vera 1998), Kroatien (Poschlod et al. 2002), Schottland (Evans et al. 2006) und Frankreich (Loucugaray et al. 2004). So kann bspw. durch die Mischbeweidung von Pferden und Rindern die Ausbildung monotoner Geilstellen stark eingedämmt werden (ebd.).

Die Bedeutung einer heterogenen Vegetationsstruktur für die Artenvielfalt wird allgemein akzeptiert (Morris 2000, vgl. Kap. 6.6). Direkte Zusammenhänge, wie die hier gefundene Korrelation zum Offenbodenanteil (Abb. 43), werden hingegen seltener angeführt. Generell betonen Dennis et al. (2004), dass eine höhere Grasnarbe im Sommer in montanen Borstgrasrasen zu mehr Artenreichtum bei Arthropoden führt. Sehr viel detailliertere Abhängigkeiten der Abundanzen einzelner Laufkäfer- und Kurzflüglerarten von der Struktur der Borstgrasrasen konnten Dennis et al. (1997) belegen. Suominen et al. (2003) zeigten, dass bei mittleren Deckungsgraden von *Cladina*-Flechten die höchste Diversität der Lauf- und Rüsselkäfer erreicht wird. Einen Zusammenhang zwischen Vegetationshöhe und der Biomasse der Laufkäfer fand Schliemann (2007).

5. Beschreibung der Schweineweiden anhand von funktionellen Merkmalen/Gruppen der Laufkäfer

5.1 Methoden

5.1.1 Erhebung Laufkäferdaten

Für die in diesem Kapitel durchgeführten Analysen wurden die Ergebnisse der regulären Laufkäfererfassung verwendet. Die Methodik hierzu ist ausführlich in Kap. 4 dargelegt.

5.1.2 Datengrundlage funktionelle Merkmale

Die Auswahl der taxa-bezogenen Merkmale mit einer funktionellen bzw. funktions-morphologischen Bedeutung sowie diverser *life-history traits* orientiert sich an den umfangreichen Vorarbeiten von Ribera et al. (1999a; 1999b), die zum ersten Mal eine vergleichende Analyse für einen größeren Bezugsraum (schottische Agrarlandschaft) vorlegten. Neben den schon lange bekannten Merkmalen Entwicklungstyp und Flugfähigkeit (s.u.) wird hier die funktions-morphologische Bedeutung des Sehapparats (Bauer et al. 1998; Bauer & Kredler 1993; Morwinsky & Bauer 1997), des Beutefang-Verhaltens (Bauer 1973; 1981; 1985a; b; Evans & Forsythe 1985; Forsythe 1983b) sowie des Lokomotionstyps berücksichtigt. Der letztgenannte Zusammenhang von Morphologie und Lebensstil ist ebenfalls ausführlich beschrieben (Evans 1977; 1990; 1994; Evans & Forsythe 1984; Forsythe 1981; 1983a; 1987; 1991).

Die folgende Tabelle fasst die berücksichtigten *traits* zusammen, nennt das Skalenniveau (ordinal, nominal), die Anzahl der Ausprägungstypen, das Lebensstadium auf welches das Merkmal wirkt und die zur Einstufung der Arten herangezogenen Quellen. Im Anschluss werden die Merkmalstypen kurz beschrieben.

Tab. 18: Für die Analysen berücksichtigte funktionelle Merkmale der Laufkäfer mit Angabe der Variationsbreite, des Stadiums, auf welches das Merkmal Wirkungen entfaltet (Angaben in Klammern deuten auf indirekte Effekte hin) und Literaturquellen.

Nr.	Funktionelles Merkmal ²⁶	Skala	Ausprägungen	Lebensstadium	Quelle
1	Flugfähigkeit	ordinal	3	Imago	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 14
2	Größe	ordinal	5	Imago (Larve)	1
3	Überwinterungsstadium	nominal	3	Imago, Larve	1, 2, 3, 7
4	Fortpflanzungszeit	nominal	3	Imago (Larve)	1, 2, 3, 7
5	Hauptaktivität (Jahr)	nominal	3	Imago (Larve)	3, 9,
6	Hauptaktivität (Tag)	nominal	2	Imago	3, 7, 12, 13
7	Ernährung	nominal	4	Imago (Larve)	3, 9, 15
8	Farbe Körper	nominal	3	Imago	9, eigene Erhebung
9	Farbe Beine	nominal	3	Imago	9, eigene Erhebung

²⁶ Einige der Merkmale wurden nur in der Ordination berücksichtigt.

Nr.	Funktionelles Merkmal ²⁶	Skala	Ausprägungen	Lebensstadium	Quelle
10	Form Pronotum	nominal	3	Imago	9, eigene Erhebung
11	Fortbewegungstypus	nominal	3	Imago	9, eigene Erhebung
12	Körperbehaarung	ja/nein	2	Imago	9, eigene Erhebung

Quellen: 1 = Barndt et al. (1991); 2 = Coleoptera Westfalica: (Aßmann & Starke 1990; Balkenohl 1988; Gries 1975; Gries et al. 1973; Rudolph 1976a; b), 3 = Turin (2000); 4 = Lehmann et al. (2004b); 5 = Lindroth (1949; 1985; 1986); 6 = Marggi (1992); 7 = Müller-Motzfeld (2004); 8 = Rathes & Riecken (1999); 9 = Ribera et al. (1999a, b); 10 = Tietze (1973a-d, 1974); 11 = den Boer (1977); 12 = Luff (1978); 13 = Kegel (1990); 14 = Desender et al. (1986); 15 = Koch (1989)

Flugfähigkeit

Für die in der Literatur von der Flügelausbildung her als dimorph eingestuften Arten (sowie für solche ohne Literaturangabe) wurde bei allen Individuen unter dem Binokular die Länge der Alae (Hautflügel) überprüft. Als langflügelig (= makropter) wurden alle die Individuen eingestuft, deren Alae länger als die Elytren waren (vgl. Bonn 2000). Lediglich bei den Arten *B. tetracolum* und *Pt. vernalis* kam es häufiger zu Grenzfällen. Diese wurden dann stets als kurzflügelig (= brachypter) klassifiziert. Es handelt sich hierbei um einen arbeitstechnisch bedingten Kompromiss, da die Länge der Flügel allein nicht abschließend die Flugfähigkeit der Tiere klären kann (z.B. den Boer & van Dijk 1994; Günther & Hölscher 2004). Allerdings wäre die hierfür erforderliche Präparation der thorakalen Muskulatur (ebd.) bei der Menge an untersuchten Tieren nicht zu leisten gewesen. Eine Unterscheidung zwischen kurzflügeligen (= mikropteren) und ungeflügelten (= brachypteren) Individuen erfolgte nicht. Sie werden im Folgenden durchgehend als brachypter bezeichnet.

Größe

Für eine Zuordnung der Käferarten zu verschiedenen Größenklassen wurde eine 5-stufige Skala verwendet (vgl. Barndt et al. 1991). Die einzelnen Stufen bedeuten: 1 = >18 mm; 2 = 13 – 18 mm; 3 = 9 – 12,9 mm; 4 = 5 – 8,9 mm; 5 = <5 mm.

Überwinterung bzw. Reproduktionszeit

Bereits seit der Klassifizierung von Larsson (1939) wird dem Entwicklungstypus der Laufkäfer besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Zwischen beiden hier betrachteten Merkmalen besteht ein sehr enger Zusammenhang, gleichwohl erscheint es nach Ribera et al. (1999a) gerechtfertigt, beide zu behandeln. Die verwendeten Merkmalsausprägungen bedeuten bei Überwinterung: I = Imaginalüberwinterer, L = Larvalüberwinterer, LI = beide Typen vorhanden; bei Reproduktion: f = Frühjahr, s = Sommer, h = Herbst.

Hauptaktivität (Jahr)

Die Unterscheidung zwischen der jahreszeitlichen Aktivität, welche i.d.R. vom Habitat bzw. der Witterung beeinflusst wird, und der Reproduktionsperiode bzw. dem Überwinterungs-

stadium (s.o.), welche der Autökologie zuzurechnen sind, wird von Makarov (1994) vorgeschlagen. Ich verwende 1 = Frühjahr; 2 = Sommer; 3 = Herbst/Winter.

Hauptaktivität (Tag)

Auch wenn bzgl. der diurnalen Aktivitätsrhythmik gewisse graduelle Unterschiede zwischen streng nacht- und tagaktiven Arten bestehen (Kegel 1990), wurden die überwiegend tag- bzw. überwiegend nachtaktiven Arten den beiden Haupttypen zugewiesen.²⁷

Ernährung

Generell lassen sich bei den Laufkäfern überwiegend räuberische und solche, die in größeren Quantitäten pflanzliche Kost aufnehmen, unterscheiden. Im Folgenden wird differenziert zwischen räuberischen Generalisten (z. B. *Pterostichus* spp.), spezialisierten Collembolen-Jägern (z. B. *Loricera pilicornis*), „Gemischtköstlern“ (omnivor bzw. mixophag, z. B. *Ps. rufipes*) und überwiegend phytophagen²⁸ Arten (*Amara* spp., *Ophonus* spp.).

Farbe Körper bzw. Beine

Unterteilung in: 1 = hell, 2 = schwarz, 3 = metallisch (Ribera et al. 1999b).

Form Pronotum

Ribera et al. (1999b) ermittelten Beziehungen der Pronotumform zu anderen funktionsmorphologisch bedeutsamen Parametern. Ich folge ihrer Unterscheidung: 1 = ovales P., 2 = herzförmiges P., 3 = trapezförmiges P.

Fortbewegungstypus

Wie bereits in der Einleitung dargelegt, lassen sich Laufkäfer funktionsmorphologisch mehreren Lokomotionstypen zurechnen, die sich hauptsächlich an der Länge des Metatrochanters unterscheiden (Evans 1977):

- Typ I: schnell laufende Arten, so genannte „*Runner*“ mit kurzem Metatrochanter und dünnen Beinsegmenten (z. B. die Gattungen *Cicindela*, *Leistus*, *Nebria*, *Elaphrus*),
- Typ II: Arten mit Anpassungen an „*Wedge-Pushing*“ mit langen Metatrochantern und breitem Femur, variabler Körperform (z. B. die Gattungen *Harpalus* und *Amara*),
- Typ III: Arten mit Anpassungen an horizontales Schieben bzw. Graben, so genannte „*Digger*“. Sie haben kürzere und schmale Hinterbeine, längere Körper und meistens speziell zum Graben umgebildete Vorderbeine (z. B. *Dyschirius* spp., *Clivina* spp.).

Körperbehaarung

Hier spielt nur die Frage eine Rolle, ob Pronotum und/oder Elytren eine dichte Behaarung aufweisen oder nicht – Bsp. sind *Ps. rufipes* oder *Anis. binotatus*.

²⁷ Bei insgesamt 35 Arten konnten keine Literaturangaben zu ihrem Aktivitätsrhythmus gefunden werden.

²⁸ Eigentlich samenfressend (= spermatophag), im Folgenden der Einfachheit halber als phytophag bezeichnet.

Ausgehend von den bereits erwähnten Arbeiten von Ribera et al. (1999a, b) gelangen es Cole et al. (2002) für die schottische Agrarlandschaft insgesamt sieben „Funktionelle Gruppen“ zu ermitteln, die sich im Wesentlichen anhand der Merkmale Körpergröße, Aktivitätsrhythmik und Ernährung differenzieren. Demnach bedeuten die einzelnen Gruppen:

Nr.	Charakterisierung anhand funktioneller Merkmale	Beispielsarten
FG 1	mittlere bis große, nachtaktive Generalisten	<i>Cal. fuscipes</i> , <i>N. brevicollis</i> , <i>Pt. melanarius</i>
FG 2	<i>Carabus</i> spp.	<i>Carabus</i> spp.
FG 3	tagaktive, phytophage Arten	<i>Amara</i> spp.
FG 4	spezialisierte Collembolen-Jäger	<i>L. pilicornis</i> , <i>Notiophilus</i> spp.
FG 5	kleine bis mittlere, nachtaktive Generalisten	<i>Cal. melanocephalus</i> , <i>E. secalis</i>
FG 6	kleine bis mittlere Generalisten	<i>Pt. strenuus</i> , <i>Ag. muelleri</i> , <i>B. tetracolum</i>
FG 7	nachtaktive, phytophage Arten	<i>H. latus</i> , <i>Acupalpus</i> spp., <i>Amara</i> spp.

Diese Gruppen wurden in den multivariaten Auswertungsschritten ebenfalls berücksichtigt. Nicht für alle nachgewiesenen Arten gelang es, die entsprechenden Angaben zu den Merkmalen bzw. Gruppen zu ermitteln. Mitunter fanden sich in der Literatur uneinheitliche Einstufungen. Diese i.d.R. nur selten nachgewiesenen Arten wurden in den entsprechenden Analysen nicht weiter berücksichtigt.

5.1.3 Auswertung und Datenanalyse

Die Berücksichtigung der funktionellen Merkmale bzw. Gruppen erfolgte im Rahmen der bereits in Kap. 4 beschriebenen Ordination (NMS). Hierzu wurden die relativen Anteile der verschiedenen Merkmalsausprägungen in den einzelnen Jahresfallenfängen berechnet und über die „sekundäre Matrix“ mit den sich aus der Ordination ergebenden Achsen in Beziehung gesetzt. Dies erfolgte erstens zusammengefasst nach Nutzungstyp und zweitens getrennt nach Standort.

Parallel wurde die zeitliche Entwicklung der einzelnen Merkmale – getrennt nach Nutzungstyp – anhand von vergleichenden relativen Häufigkeiten für alle Standorte gemeinsam aufgetragen.

5.1.4 Methodendiskussion

Insgesamt ist die Analyse der funktionellen Merkmale robuster gegenüber einer Vielzahl der Kritikpunkte an der Barberfallen-Methode, da sie nicht im gleichen Maße vom Fangergebnis der einzelnen Arten abhängt. Allerdings sind zwei Rahmenbedingungen der Untersuchung bei der Auswertung und Interpretation zu berücksichtigen:

- Beim Vergleich der Nutzungstypen basieren die Daten des konventionell genutzten Grünlands im ersten Jahr nur auf dem Standort Bruchtaue (s. Kap. 3). Für das Jahr 2002 liegt aufgrund des Elbe-Hochwassers auch kein komplett vergleichbarer Durchgang vor. Deshalb werden die Gesamtergebnisse immer mit den Daten vom Standort Bruchtaue daraufhin verglichen, ob ggf. vorhandene Entwicklungstrends durch die Hinzunahme der Standorte Lenzen und Tieringen „maskiert“ werden.
- Die Vergleichbarkeit der Daten in Lenzen ist aufgrund der verschobenen Erfassungszeiträume (3x2 Wochen anstatt 6x1 Woche) etwas eingeschränkt. Hierdurch sind Einflüsse bzgl. jahreszeitlicher Aktivität (=Überwinterungstyp/ Reproduktionszeitpunkt) nicht ganz auszuschließen.

Darüber hinaus reagiert die Darstellung der relativen Häufigkeitsanteile bei zeitlichen Änderungen merklich auf eine zwischen den Jahren schwankende Aktivitätsdichte. Dies ist bei der Bewertung der Aussagekraft zu berücksichtigen.

Nicht für alle Arten war es möglich, Angaben zu den entsprechenden *traits* in der Literatur zu finden. Sie wurden in den entsprechenden Darstellungen nicht berücksichtigt. Eine Verzerrung der Ergebnisse ist nicht zu erwarten, da es sich i.d.R. nur um einen sehr geringen Anteil (<0,1 %) handelte.

Die von mir verwendeten „funktionellen Gruppen“ wurden von Cole et al. (2002) in der schottischen Agrarlandschaft ermittelt. Seit langem ist bekannt, dass die ökologischen Ansprüche von Laufkäfern starken regionalen Unterschieden unterworfen sein können (Thiele 1977). Gleichwohl erscheint mir das Vorgehen gerechtfertigt, da im Unterschied zu Habitatpräferenzen die Mehrzahl der in die Gruppierung einfließenden *traits* (z. B. Ernährungstyp) bzw. funktions-morphologische Eigenschaften (z. B. Körpergröße, Fortbewegungstyp, Färbung) weitgehend unabhängig von der geographischen Lage sind. Genau hierin liegt eine der vermuteten Stärken des funktionellen Ansatzes begründet.

Die Auswertung nach funktionellen Gruppen/Merkmalen wird in der Fachwelt mitunter kontrovers diskutiert, mit der Begründung, dass die einzelnen Merkmalsausprägungen nicht unabhängig von phylogenetischen Einflüssen seien. Das würde bedeuten, dass nicht etwa evolutive Anpassung für die funktionelle Reaktion der Arten verantwortlich wäre, sondern verwandtschaftliche Beziehungen (Silvertown & Dodd 1997). Liegt keine anerkannte Phylogenie vor, wie auch im Fall der Carabiden, werden deshalb i.d.R. so genannte *Phylogenetically Independent Contrasts (PIC)* analysiert (ebd.). Allerdings gibt es auch kritische Stimmen gegen die Anwendung dieses Verfahrens (Westoby et al. 1997). Demnach wäre aus ökologischer Sicht die Beibehaltung eines *traits* durchaus von Bedeutung; seine Abundanz würde von aktuellen Umweltbedingungen bestimmt, da er sich in jeder Generation wieder etablieren und durchsetzen müsse. Für die Analyse von ökologischen Fragestellungen – im Unterschied zu evolutivem Wandel – wäre die Berücksichtigung aller einzelnen Arten gerechtfertigt (Kahmen 2004; Westoby et al. 1997). Ich folge im Rahmen meiner Arbeit den letztgenannten Argumenten.

5.2 Funktionelle Merkmale der Laufkäfer

5.2.1 Auswirkung des Nutzungstyps

Im Folgenden werden nacheinander die relativen Anteile der betrachteten funktionellen Merkmale und ihre zeitliche Entwicklung dargestellt. Sie dienen in erster Linie dazu, vergleichend die Verteilung der Merkmalsausprägung darzustellen. Bei ausgewählten Merkmalen wird über die Verteilung der Individuenanteile hinaus auch die Häufigkeiten der Arten (rein qualitativ) berücksichtigt. Im Anschluss wird anhand der in Kap. 4.2.2.4 erfolgten multivariaten Analyse (Ordination) auf Korrelationen der funktionellen Merkmale mit den ermittelten Achsen geprüft.

Relative Häufigkeiten

In Abb. 46a und b sind die **Fortpflanzungsperiode** und das Entwicklungsstadium während der **Überwinterung** dargestellt. Zwischen beiden Merkmalen besteht bei einem Großteil der häufigen Arten ein deutlicher Zusammenhang, der auch anhand der Abbildungen nachvollziehbar ist: Laufkäferarten, die im Frühjahr reproduzieren, überwintern i.d.R. als Imago – „Herbstbrüter“ hingegen als Larve.

Im Untersuchungszeitraum bleibt der Anteil an Imaginalüberwinterern bzw. Frühjahrsbrütern relativ konstant bei ca. 80 %. Die zeitliche Entwicklung verläuft verschieden, wobei sich auf den Schweineweiden die geringsten Änderungen vollziehen. Während auf den Brachen eine Zunahme von Herbststarten/Larvalüberwinterern zu erkennen ist, besteht auf den Wiesen und Weiden ein gegenläufiger Trend. Rein qualitativ sind v. a. auf den Schweineweiden Änderungen vorhanden. Hier steigt die Artenzahl der Imaginalüberwinterer.

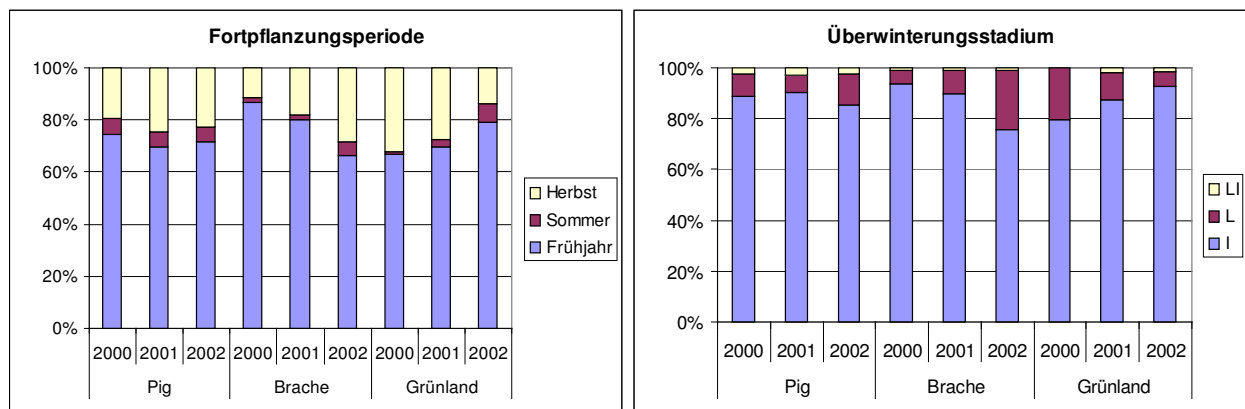


Abb. 46a,b: Relative Häufigkeit bzgl. der Fortpflanzungsperiode (a., n=26.302) und dem Überwinterungsstadium (b., n=26.324) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Abk.: I = Imaginal-Überwinterer; L = Larval-Überwinterer; LI = beide Typen vorhanden.

Anhand der Verteilung der **Größenklassen** einer Laufkäferzönose lassen sich gemeinhin Aussagen zur Stabilität bzw. Störungsintensität des besiedelten Lebensraumes treffen (Raths & Riecken 1999). So treten in hoch dynamischen Biotopen, z. B. Intensiv-Äckern überwiegend kleine Arten auf. Es wird deutlich, dass zwischen Schweineweiden und Referenzgrünland nur geringe Unterschiede bestehen: Dominant sind kleine bis mittlere Arten (Abb. 48a, Abb. 47). Demgegenüber ist diese Dominanz auf den Brachen in Richtung der kleinen bis sehr kleinen Arten (z. B. Gattung *Bembidion*) verschoben, die im Verlauf der Untersuchung auch quantitativ zunehmen (Abb. 47). Große und sehr große Arten (Gattung *Carabus*) sind auf der Brache seltener. Auch im Referenzgrünland der Bruchtaue ist diese Entwicklung zu erkennen (ohne Abb.), wird aber im Gesamtbild durch die großen Aktivitätsdichten von *Car. auratus* auf der Mähwiese in Lenzen (nur 2. und 3. Jahr) maskiert.

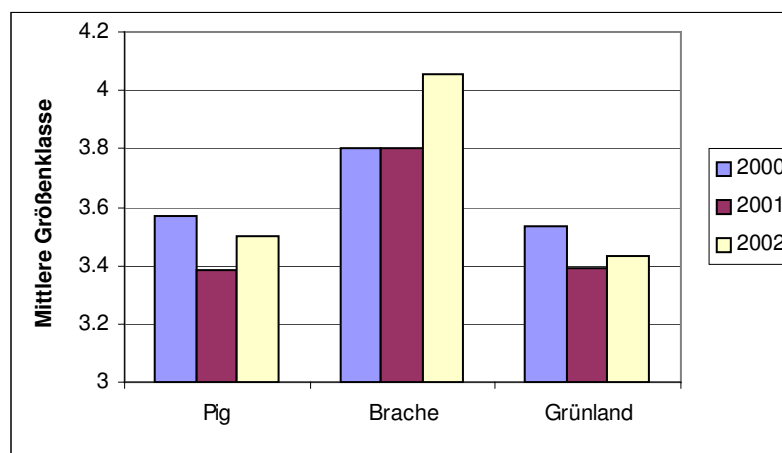


Abb. 47: Mittlere Größenklasse (1 = sehr groß, 5 = sehr klein) der Laufkäfer-Individuen (n=26.316) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Auf Artebene betrachtet, hat die Größenklasse 1 auf den Brachen am meisten Vertreter (was im Wesentlichen auf den Standort Tieringen zurückzuführen ist). Sie stellen 10 % der dort gefangenen Arten, auf den Vergleichs-Nutzungen hingegen max. 7 %. Allerdings verläuft während der drei Untersuchungsjahre die Entwicklung auf Schweineweide und Brache gegenläufig, wobei sich auf letzterer analog zur Aktivität eine Abnahme der Artenzahl vollzieht. Bei den übrigen Klassen sind die Änderungen weniger ausgeprägt.

Bzgl. der **Aktivitätsrhythmik** zeigt sich, dass beide Typen unabhängig von der Nutzung in etwa gleich häufig sind (Abb. 48b). Das Referenzgrünland weist bei den Individuen einen Trend zu mehr tagaktiven Arten auf. Berücksichtigt man nur die Artenzahlen, so verschiebt sich das Spektrum auf den Schweineweiden zu den tagaktiven Käfern, auf den Vergleichsnutzungen ist das Gegenteil der Fall.

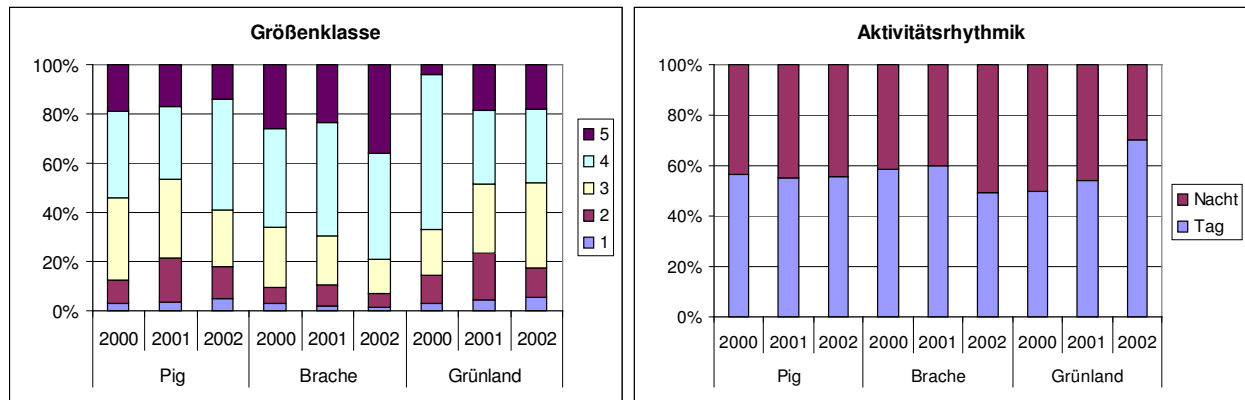


Abb. 48a,b: Relative Häufigkeit verschiedener Größenklassen (a., n=26.324) und Aktivitätsmuster (b., 26.249) in Abhängigkeit von Nutzungstyp und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Abk. Größenklasse: 1 = >18 mm; 2 = 13 – 18 mm; 3 = 9 – 12,9 mm; 4 = 5 – 8,9 mm; 5 = <5 mm.

Größere Unterschiede bestehen hinsichtlich der **Ernährungstypen**. Die durchweg dominante Gruppe der Generalisten stellt je nach Nutzungstyp zwischen 60 und 80 % der Individuen. Auf den Schweineflächen und der Brache sind zwischen 20 und 40 % der pro Jahr gefangenen Individuen als phyto- bzw. mixophag einzustufen; der größte Anteil phytophager Arten kommt auf den Schweineweiden vor (ca. 31 %). Im Wirtschaftsgrünland nehmen die auf Collembolen spezialisierten Arten sowohl qualitativ als auch quantitativ einen größeren Anteil ein (bis 10 %). Auf Artebene vollziehen sich Änderungen v. a. bei den phytophagen Arten, von denen einige auf der Brache verschwinden.

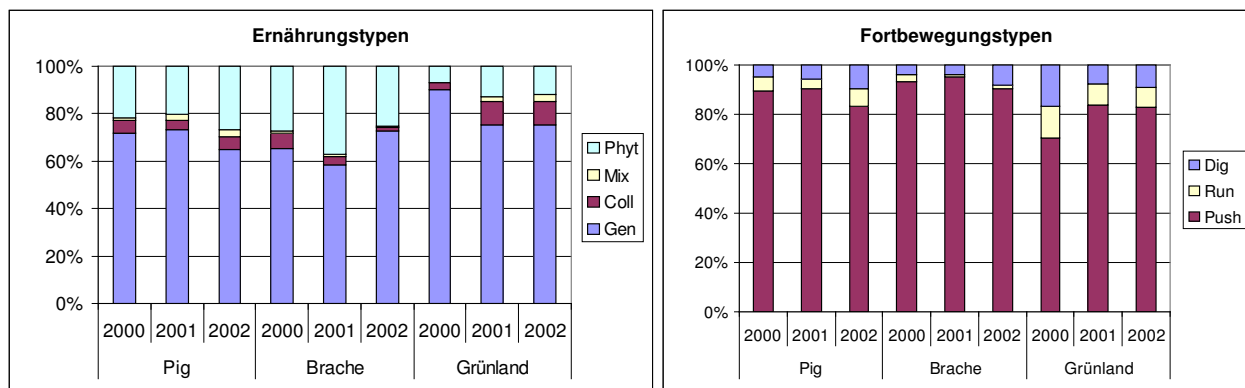


Abb. 49a,b: Relative Häufigkeit verschiedener Ernährungs- (a., n=26.301) und Fortbewegungstypen (b., n=26.314) in Abhängigkeit von Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Abk.: a.) Gen = Generalist; Coll = Collembolen-Jäger; Mix = tierische + pflanzliche Kost; Phyt = phyto- bzw. spermophag; b.) nach Evans (1977, 1986): Run = „Runner“ – Anpassung an schnelles Laufen; Push = „Wedge-Pusher“ – intermediärer Typ; Dig = „Digger“ – Anpassung ans Graben.

Bei den **Lokomotionstypen** sind Unterschiede zwischen den genutzten (Schwein bzw. konventionell) und brachgefallenen Flächen zu erkennen. Auf letzteren ist der Anteil (qualitativ/quantitativ) an spezialisierten Fortbewegungstypen („Runner“ und „Digger“) reduziert (Abb. 49b). Insgesamt dominieren auf allen Flächen die „Wedge-Pusher“ (>80 %).

Die **Färbung** der Käfer besitzt eine hohe Korrelation mit dem Aktivitätsmuster der entsprechenden Art: So sind nachtaktive Arten häufig schwarz oder braun, tagaktive und lichtliebende Arten meist metallisch gefärbt. Dies bestätigt sich auch im vorliegenden Fall. Auf den Brachen kommt es z. B. mit einer relativen Zunahme nachaktiver Individuen (Abb. 48b) auch zur Zunahme heller Käfer. Der sich andeutende Häufigkeitsunterschied im Referenzgrünland lässt sich am Standort Bruchtaue nicht nachvollziehen und scheint in der Form ein Artefakt der Standorte Lenzen und Tieringen zu sein. Zwischen Schweineweide und Brache bestehen hinsichtlich dieser Gruppe Häufigkeitsunterschiede (Abb. 50a), die sich allerdings nicht auf den genannten Zusammenhang mit der Aktivitätsrhythmik zurückführen lassen (Abb. 48b).

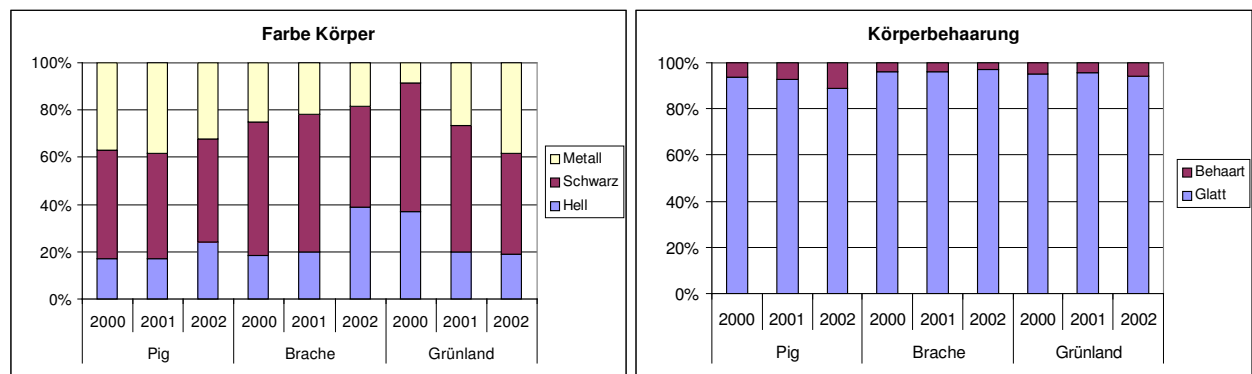


Abb. 50a,b: Relative Häufigkeit der verschiedenen Körperfärbungen (n=26.178) und der Anwesenheit von Körperbehaarung (b., n=26.293) in Abhängigkeit von Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Carabiden mit **behaarter Körperoberseite** (Elytren bzw. Halsschild) nehmen nur einen geringen Prozentsatz auf allen Nutzungstypen ein (quantitativ max. 10 %). Es ist auffallend, dass dieser Anteil auf der Schweineweide am höchsten ist und zudem im Verlauf der Untersuchung ansteigt (Abb. 50b). Dies zeigt sich auch anhand der Artenzahlen dieses Merkmals.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass für Carabiden unter funktionellen Gesichtspunkten die Schweinebeweidung einer konventionellen Grünlandnutzung ähnelt und von der Entwicklungsrichtung der Merkmale keine Anzeichen einer Verbrachung aufweist. Gleichwohl sind auch zwischen den genutzten Grünlandflächen geringe Unterschiede, z. B. hinsichtlich des Ernährungstyps, Pronotumform und Behaarung (s.o.), feststellbar. Diese manifestieren sich mitunter v. a. bei der Betrachtung rein auf Artenebene und nicht anhand der Aktivität.

Multivariate Auswertung

Das folgende Ordinationsdiagramm zeigt die Verteilung der Jahresfallenfänge aller Standorte getrennt nach Nutzungstyp im 2-dimensionalen Raum (vgl. auch Kap. 4.2.2.4). Eine Differenzierung anhand der Flächennutzung ist nicht zu erkennen. Die Tatsache, dass im oberen linken Teil des Diagramms keine Referenzgrünland-Fänge zu finden sind, beruht darauf, dass am Standort Schmandberg dieser Nutzungstyp nicht vorkommt.

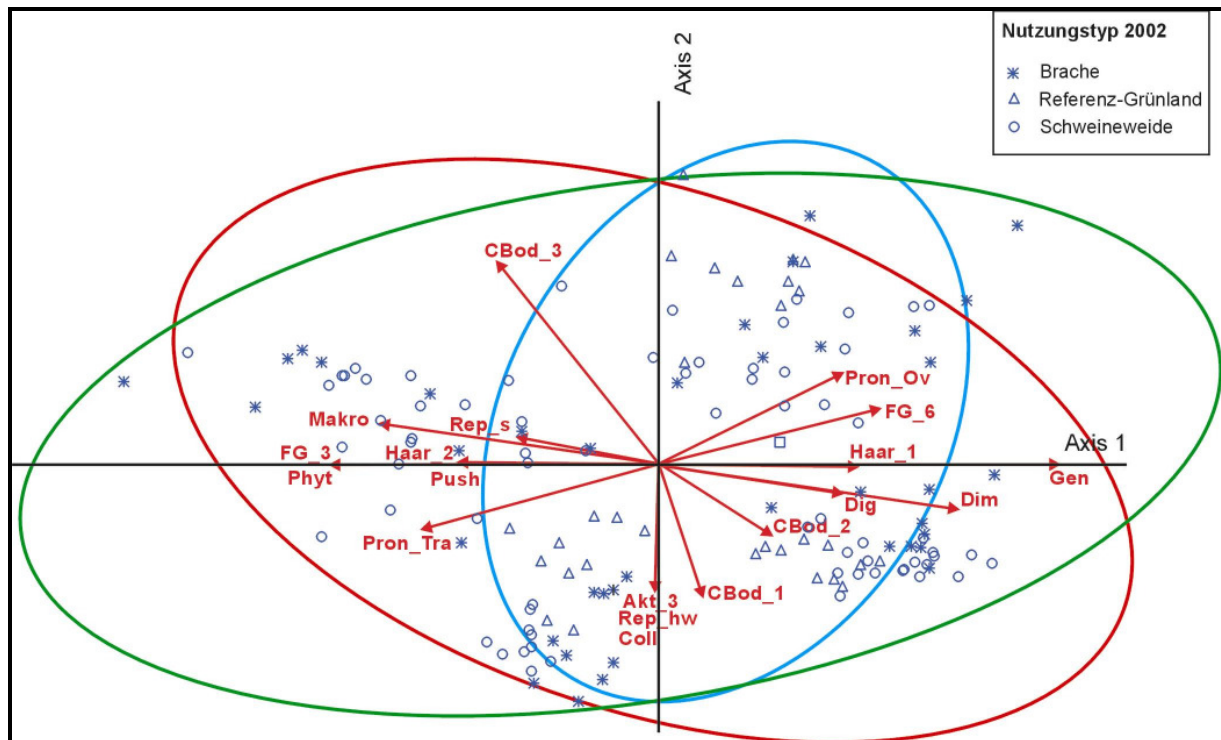


Abb. 51: Ordinationsdiagramm (NMS) der Jahresfänge 2002 von allen Standorten mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. funktioneller Gruppen (FG, nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation (Darstellung nur $r^2 > 0,25$). Grüner Kreis = Brache; Roter Kreis = Schweineweide; Blauer Kreis = Referenz-Grünland. Das Ergebnis wurde nach der Ordination in die verschiedenen Jahre aufgetrennt.

Abk.: Push = „Wedge-Pusher“; Dig = „Digger“ (s. Methoden); Akt_3 = Hauptaktivität Herbst; Rep_s = Reproduktion Sommer; Rep_hw = ...Herbst/Winter; Phyt = Phytophag; Coll = Collembolen-Spezialist; Gen = Nahrungsgeneralist; Haar_1 = unbehaart; Haar_2 = behaart; CBod_1 = Körperfarbe hell; CBod_2 = ...schwarz; CBod_3 = ...metallisch; Makro = langflügelig; Dim = dimorphe Flügelausbildung; Pron_Ov = ovales Pronotum; Pron_Tra = trapezförmiges P.; FG_3 = Funktionelle Gruppe – tagaktive Phytophage; FG_6 = ... – kleine/mittlere Prädatoren.

Ungeachtet dessen weisen die Daten auf deutliche Zusammenhänge zwischen den ermittelten Ordinations-Achsen und bestimmten funktionellen Merkmalen bzw. Gruppen hin, die auf den standörtlichen Unterschieden basieren dürften. So folgen zahlreiche Merkmale dem sehr prägenden Bodenfeuchtegradienten der 1. Achse, z. B. Ernährungstyp (Generalist $r^2 = 0,73$; phytophag $r^2 = 0,67$), Flügelausbildung (makropter $r^2 = 0,53$; dimorph $r^2 = 0,56$), Körperbehaarung ($r^2 = 0,37$) und Fortbewegungstyp ($r^2 = 0,34$). Auch mit der 2. Achse, die im Gegensatz

zur 1. Achse nur 19,1 % der Datenvarianz erklärt, bestehen solche Abhängigkeiten. Sie sind aber weniger stark ausgeprägt.

Insgesamt legen diese Ergebnisse nahe, mögliche Einflüsse verschiedener Nutzungsvarianten anhand der einzelnen Standorte zu überprüfen. Auch die allgemeinen Korrelationen bzgl. der standörtlichen Unterschiede können hier ggf. bestätigt werden.

5.2.2 Vergleich der Standorte

Die gemeinsame Analyse aller Probestellen hat aufgezeigt, dass klare Abhängigkeiten zwischen den in der Ordination ermittelten beiden Achsen und den funktionellen Merkmalen bestehen (Abb. 51). Diese Abhängigkeiten sind jedoch das Ergebnis der standörtlichen Differenzen und lassen sich nicht auf die praktizierten Nutzungsunterschiede zurückführen (s. auch Kap. 4.2.2.4). Um mögliche Einflüsse der Nutzungsvarianten erkennen zu können, wird diese Analyse deshalb für die einzelnen Standorte wiederholt.

Die Angaben zur Entwicklungsrichtung der einzelnen Jahresfallenfänge beziehen sich auf die Ordinationsergebnisse in Kap. 4.2.2.4. Aus Gründen der Übersichtlichkeit werden die Vektoren hier nur auf dem Diagramm des letzten Untersuchungsjahres dargestellt.

Bruchtaue

Folgende Tendenzen lassen sich hinsichtlich der funktionalen Merkmale bzw. Gruppen stichpunktartig festhalten:

- **Brache** mit positiver Entwicklung entlang 2. Achse, d. h. Zunahme von Arten mit folgenden funktionalen Merkmalen (in Klammern Bestimmtheitsmaß des Korrelationskoeffizienten): helle Farbe ($r=0,39$), unbehaart ($r=0,45$), sehr groß ($r=0,33$), dimorphe Flügelausbildung ($r=0,37$), im Sommer aktiv ($r=0,44$) und mit Reproduktion im Herbst ($r=0,4$). Am besten fällt diese Achse mit der 5. FG zusammen – also kleinen, nachtaktiven Räubern. In die entgegengesetzte Richtung sind Änderungen bzgl. der Merkmale schnell laufend, tagaktiv, schwarze Färbung und phytophag (FG 7) zu erkennen.
- **Pferdeweide** praktisch statisch – ganz leicht negative Entwicklung entlang 1. Achse, d. h. mehr metallische Arten ($r=0,38$).
- **Schweineweiden** (PI und PE) mit deutlich negativer Entwicklung entlang 1. Achse sowie positiv entlang 2. Achse, d. h. intermediär zwischen beiden anderen Nutzungstypen, aber Zunahme von *Carabus* spp. (FG 2).

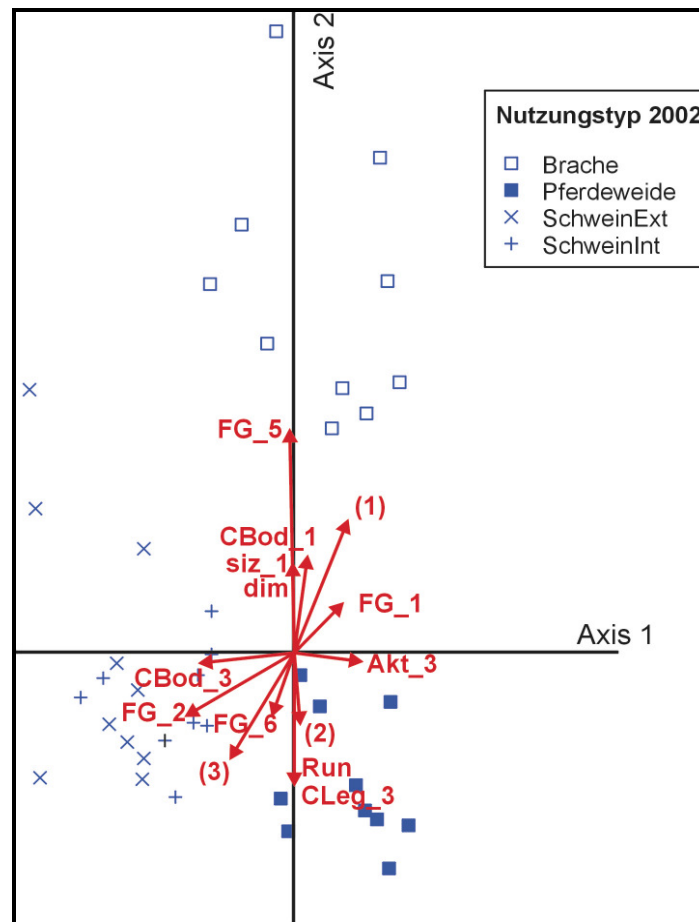


Abb. 52: Ordinationsdiagramm (NMS) des Jahres 2002 am Standort Bruchtaue mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.

Abk.: Run = „Runner“ (s. Methoden); siz_x = Größenklasse; Akt_1 = Hauptaktivität Frühjahr; Akt_2 = ...Sommer; Akt_3 = ...Herbst; Rep_fs = Reproduktion Frühjahr/Sommer; Rep_hw = ...Herbst/Winter; Haar_1 = unbehaart; Haar_2 = behaart; CBod/Leg_1 = Farbe Körper/Beine hell; CBod/Leg_2 = ...schwarz; CBod/Leg_3 = ...metallisch; dim = dimorphe Flügelausbildung; (1) = Haar_1, Akt_2, Rep_hw; (2) = Tag, CBod_2, FG_7; (3) = Akt_1, Rep_fs, Haar_2.

Schmandberg

In Abb. 53 ist zum einen die zeitliche Entwicklung der Probestellen auf der Frühjahrs-**Schweineweide** entlang der 1. und 2. Achse der Ordination (vgl. Kap. 4.2.2.4) dargestellt. Hinsichtlich der Entwicklung in Richtung der 2. Achse (negativ) besteht mit der im Herbst beweideten Fläche weitgehende Übereinstimmung. Es profitieren demnach Arten mit folgenden Merkmalstypen: schwarz ($r=0,58$), unbehaart ($r=0,41$), dimorphe Flügelausbildung ($r=0,34$) und Mischernährung ($r=0,25$). Betrachtet man die FG so besteht ein Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Schweineflächen und der Anzahl größerer nachtaktiven Generalisten (FG1, $r=0,32$) sowie spezialisierter Collembolen-Jäger (FG 4, $r=0,47$). Entgegen der 2. Achse entwickelt sich der Anteil heller und metallischer Tiere, solcher mit herzförmigem Pronotum und behaartem Körper sowie von Arten der Gattung *Carabus* (FG 2).

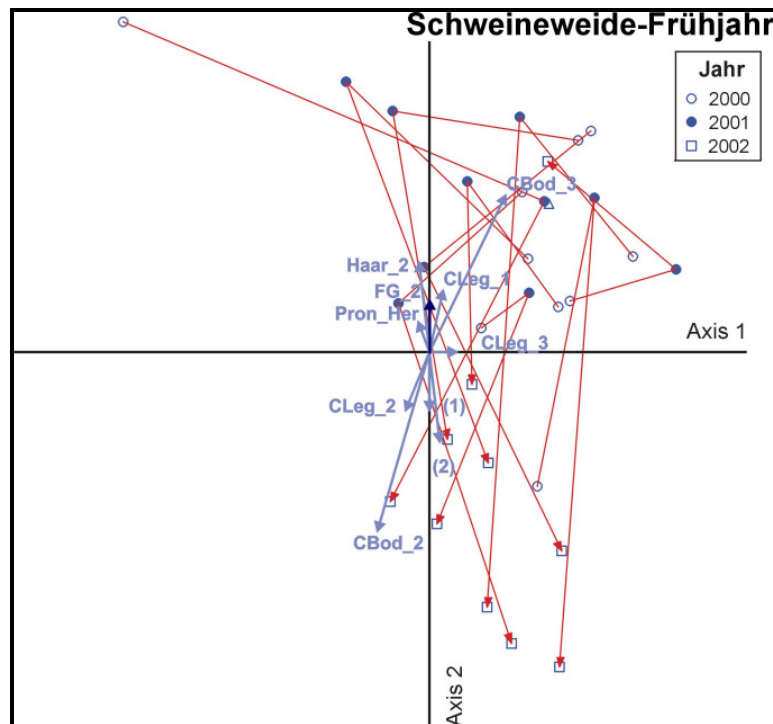


Abb. 53: Ordinationsdiagramm (NMS, 1. und 2. Achse) der Entwicklung der Jahresfallenfänge der Schweineweide (Frühjahr) am Standort Schmandberg mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.

Abk.: Mix = tierische und pflanzliche Kost; Pron_Her = herzförmiges Pronotum; CBod/Leg_1 = Farbe Körper/Beine hell; CBod/Leg_2 = ...schwarz; CBod/Leg_3 = ...metallisch; dim = dimorphe Flügelausbildung; (1) = Dimorph, Mix, FG_1; (2) = Haar_1, FG_4.

Auf der **Brache** verläuft die Entwicklung vor allem entlang der 3. Achse (Abb. 54), hin zu „Wedge-Pushern“ ($r=0,32$). Gegenläufig sind hier sehr große Käfer (auch *Carabus* spp.), schnell laufende Arten und Collembolen-Jäger.

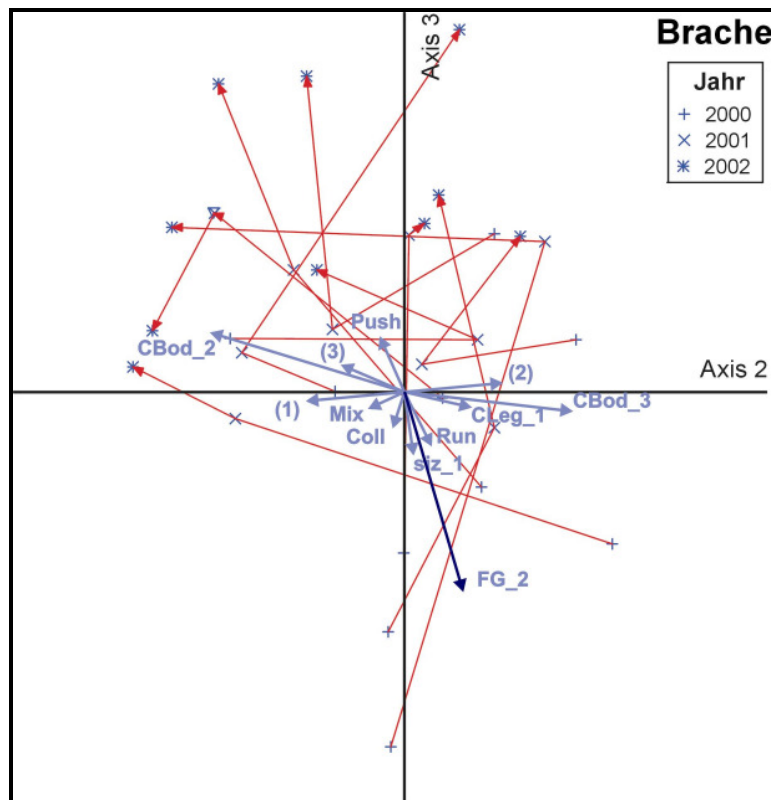


Abb. 54: Ordinationsdiagramm (NMS, 2. und 3. Achse) der Entwicklung der Jahresfallenfänge der Brache am Standort Schmandberg mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.

Abk.: Mix = tierische und pflanzliche Kost; Pron_Herz = herzförmiges Pronotum; CBod/Leg_1 = Farbe Körper / Beine hell; CBod/Leg_2 = ...schwarz; CBod/Leg_3 = ...metallisch; dim = dimorphe Flügelausbildung; (1) = Dimorph, Haar_1, FG_4; (2) = Pron_Herz, Haar_2; (3) = CLeg_2, FG_1.

Lenzen

In Lenzen gruppieren sich die verschiedenen Teilflächen entsprechend der Bodenfeuchte (bzw. des Grundwasserflurabstands) entlang der 1. Achse. Größere Entwicklungen vollziehen sich im Laufe der Untersuchung nicht (vgl. Kap. 4.2.2.4). Dieser Standort ist daher geeignet, die sich aus standörtlichen Feuchtedifferenzen ergebenden funktionellen Unterschiede zu betrachten.

Für die **nasser** Teilbereiche (im Diagramm rechts) ist charakteristisch, dass die Tiere sehr klein sind ($r=0,52$), ein ovales Pronotum aufweisen ($r=0,44$), im Frühjahr aktiv sind und reproduzieren ($r=0,52/0,35$). Die ebenfalls festgestellten Korrelationen zu den FG 4+5 – Collembolen-Jäger ($r=0,34$) bzw. kleine, nachaktive Prädatoren ($r=0,32$) – bestätigen diese Befunde zum Teil.

Auf den höher gelegenen, **trockenen** Flächen (negativ zur 1. Achse) kommen überwiegend sehr große und große ($r=0,41/0,36$), phytophage ($r=0,34$), kurzflügelige ($r=0,44$) und im Sommer aktive Arten ($r=0,51$) vor. Tendenziell sind sie auch schnell laufend ($r=0,38$), reproduzieren im Herbst ($r=0,37$) und haben ein trapezförmiges Pronotum ($r=0,36$).

Zusammenhänge zwischen bestimmten Merkmalen und der insgesamt weniger aussagekräftigen 2. Achse konnten nicht festgestellt werden.

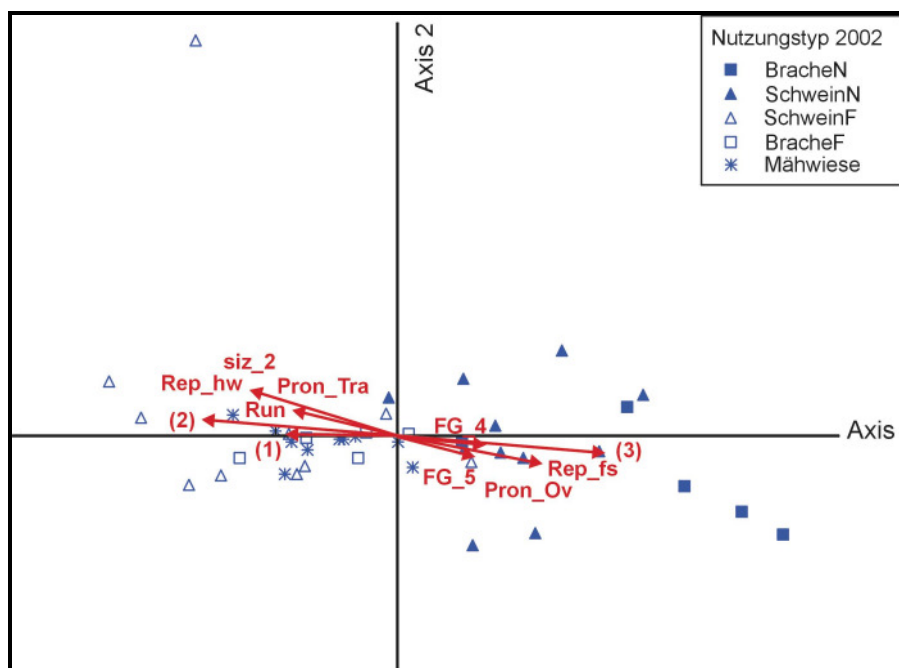


Abb. 55: Ordinationsdiagramm (NMS) des Jahres 2002 am Standort Lenzen mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.

Abk.: Phyt = phytophag; Run = „Runner“ (s. Methoden); Pron_Ov = ovales Pronotum; Pron_Tra = trapezförmiges P.; siz_x = Größenklasse; Akt_1 = Hauptaktivität Frühjahr; Akt_2 = ...Sommer; Akt_3 = ...Herbst; Rep_fs = Reproduktion Frühjahr/Sommer; Rep_hw = ...Herbst/Winter; (1) = siz_1, phyt; (2) = Akt_2, brachypter; (3) = Akt_1, siz_5

Tieringen

In Tieringen sind stichpunktartig folgende Tendenzen hinsichtlich der funktionalen Merkmale bzw. Gruppen charakteristisch:

- Veränderung der **Schweineweide** gering – etwas negativ zur 1. Achse²⁹: d. h. Korrelation mit Arten, die ein gutes Laufvermögen haben ($r=0,42$) und ihre Hauptaktivität im Herbst zeigen ($r=0,40$). Zur sehr prägenden 2. Achse lassen sich keine Beziehungen erkennen.
- Die größten Veränderungen sind auf der **Brache** zu beobachten. Sie verlaufen negativ zur 2. Achse und positiv zur 3. Achse. Folgende Merkmale sind entscheidend: sehr groß (FG 2: *Carabus* spp.) bzw. klein ($r=0,55/0,64$), Brachypterie ($r=0,51$), gra-

²⁹ Weiterhin vollzieht sich die Entwicklung entlang der 3. Achse, die allerdings nur einen geringen Anteil der Datenvarianz erklärt (0,56 %). Es bestehen Korrelationen mit den Merkmalen sehr klein ($r=0,29$), helle Beine ($r=0,36$), herzförmiges Pronotum ($r=0,42$).

bende Lebensweise ($r=0,36$), Haarlosigkeit ($r=0,43$), herzförmiges Pronotum ($r=0,42$), helle Färbung ($r=0,54$) und Phytophagie ($r=0,47$). Weitere funktionelle Gruppen, die in diese Richtung weisen, sind tagaktive Phytophage (FG 3, $r=0,5$) und nachtaktive, kleine Generalisten (FG 5, $r=0,54$).

- Die **Rinderweide** verändert sich v. a. positiv entlang der 1., in geringerem Ausmaß entlang der 2. + 3. Achse. Dies korreliert im Unterschied zur Schweineweide besonders mit Nahrungs-Generalisten ($r=0,54$), Collembolen-Spezialisten (FG 4, $r=0,38$) und „Wedge-Pushern“ ($r=0,38$). Die Datenbasis ist mit nur zwei Jahren allerdings unpräziser.

Zu den weiteren betrachteten Merkmalen, z. B. zum Überwinterungstyp, der Reproduktion oder der täglichen Aktivität bestehen keine signifikanten Korrelationen.

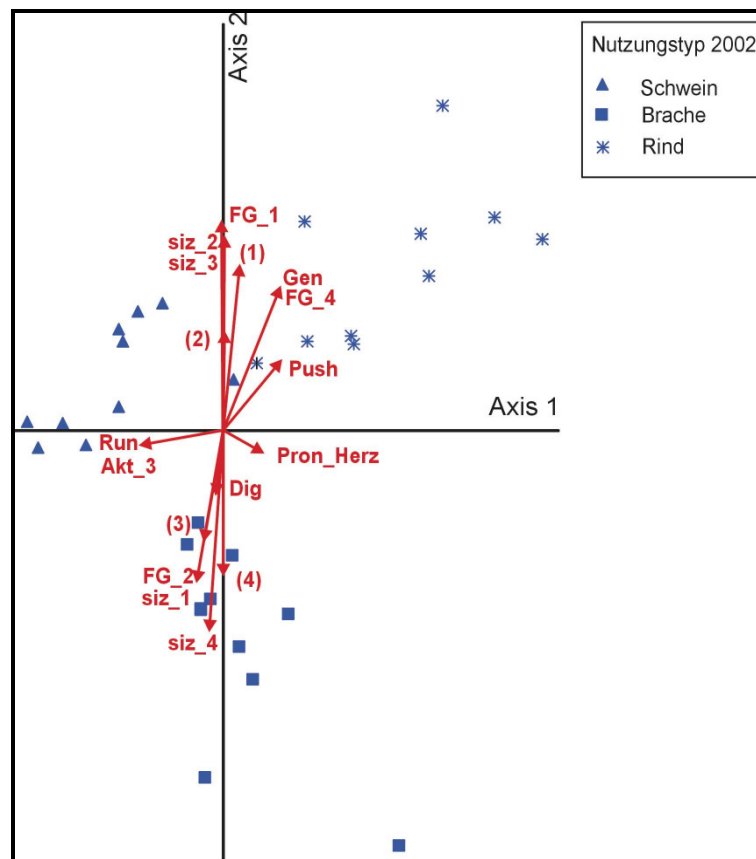


Abb. 56: Ordinationsdiagramm der beiden ersten Achsen (NMS) des Jahres 2002 am Standort Tieringen mit Angabe der funktionellen Merkmale bzw. der funktionellen Gruppen (nach Cole et al. 2002). Die Länge der Vektoren ist ein Maß für die Korrelation.

Abk.: Gen = Generalist; Phyt = überwiegend phytophag; Run = „Runner“; Push = „Wedge-Pusher“; Dig = „Digger“ (s. Methoden); Pron_Herz = herzförmiges Pronotum; siz_x = Größenklasse; Akt_3 = Hauptaktivität Herbst; CBod/Leg_1 = Farbe Körper / Beine hell; CBod/Leg_2 = ...schwarz; CBod/Leg_3 = ...metallisch; Haar_1 = unbehaart; Haar_2 = behaart; (1) = CBod_3, Mix; (2) = Haar_2, Dimorph; (3) = Haar_1, CLeg_3, Phyt, FG_3; (4) = Brachypter, CBod_1, FG_5.

5.3 Flugfähigkeit bzw. Flügelausbildung als Merkmal störungsgeprägter Lebensräume

5.3.1 Nutzungstyp

Die Flügelausbildung der nachgewiesenen Laufkäfer-Individuen in Bezug zu Nutzung und Untersuchungsjahr ist in den Abb. 57 und Abb. 58 dargestellt. Zum Projektbeginn stellen die brachypteren Laufkäfer nur einen sehr kleinen Anteil der verschiedenen Zönosen (<1,5 %); makroptere Käfer sind geringfügig häufiger als solche mit dimorpher Anlage (ca. 60 : 40). Während in der Folgezeit auf den Schweineweiden relativ stabile Verhältnisse herrschen, kommt es auf den Brachen zu einer starken Zunahme des Anteils von brachypteren Tieren. Im konventionellen Grünland nehmen gleichermaßen lang- und kurzflügelige Individuen zu.

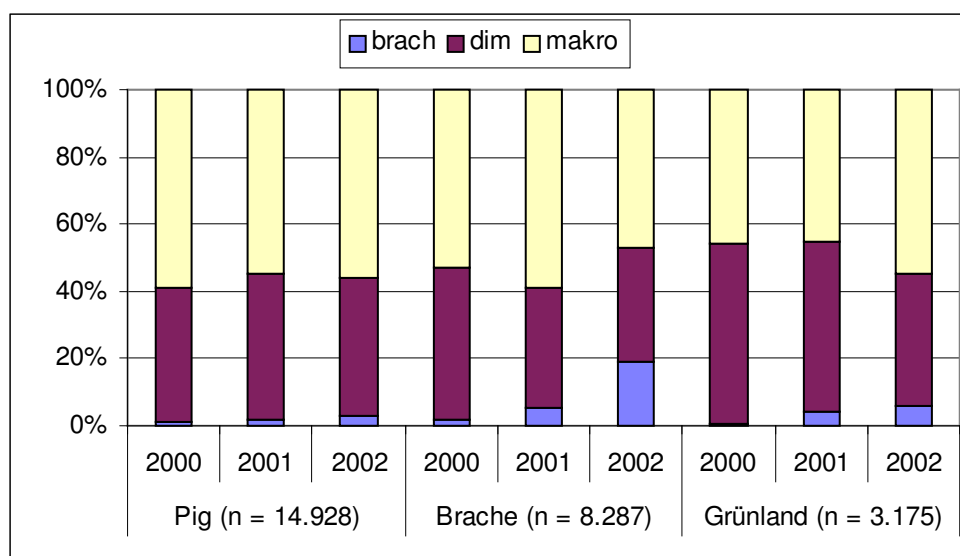


Abb. 57: Flügelausbildung aller in Bodenfallen nachgewiesenen Laufkäfer (n=26.384), getrennt nach Nutzung und Jahr. Die Daten Grünland 2000 basieren nur auf dem Standort Bruchtaue.

Abk.: brach = brachypter (kurzflügelig), dim = dimorph (sowohl kurz- als auch langflügelige Individuen vorhanden), macro = makropter (langflügelig).

Gliedert man die Ergebnisse nach den einzelnen Standorten auf (Abb. 58), so bestätigen sich die Mehrzahl der bereits getroffenen Aussagen (s. o.). Gleichzeitig fällt der standörtlich sehr verschiedene Anteil der flugdynamischen Typen auf. Der trockene Standort Schmandberg beherbergt sehr viel mehr langflügelige Laufkäfer (80 bis 90 %) als die Bach- und Flussauen. Dort dominieren dimorphe Arten (besonders Bruchtaue). Kurzflügelige Arten tauchen je nach Standort nur auf einzelnen Nutzungstypen auf: Bruchtaue – Brache, Lenzen – Wiese, Tieringen – Brache.

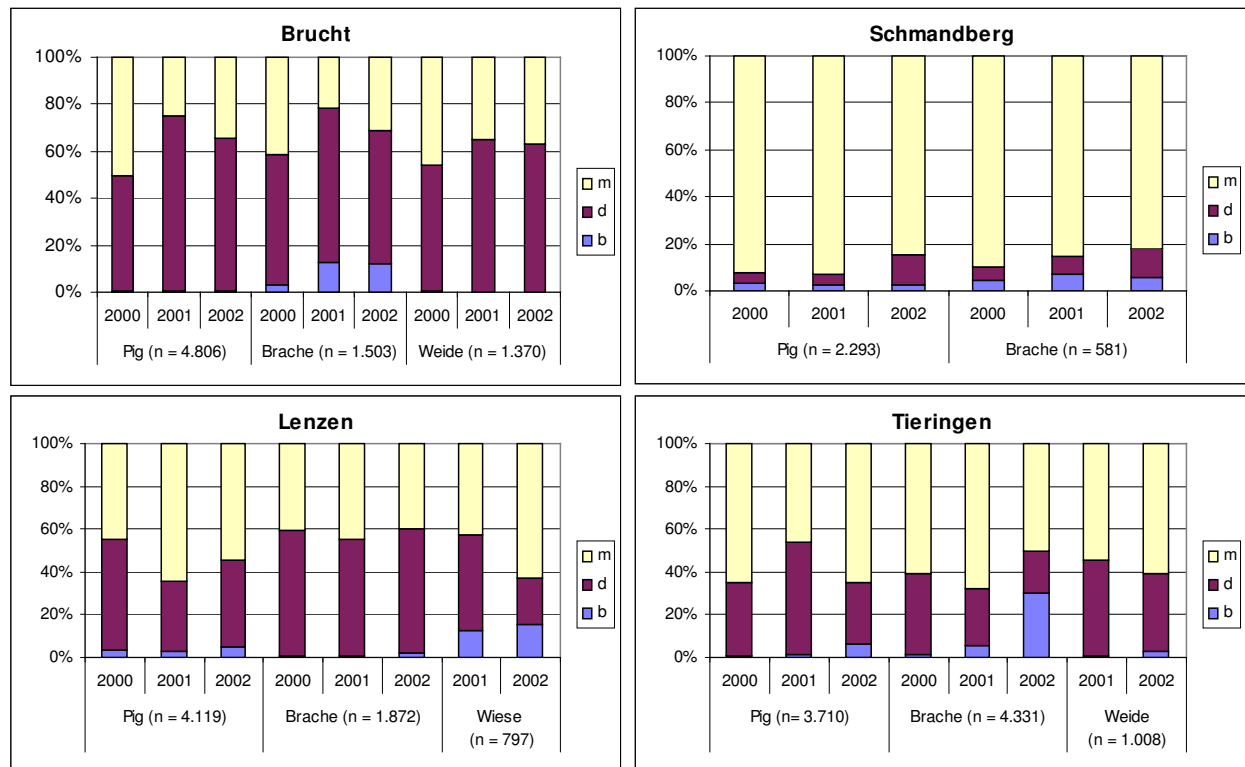


Abb. 58a-d: Relative Häufigkeiten der Flügelausbildungs-Typen an den 4 Standorten, getrennt nach Nutzung und Jahr. Abk.: b = brachypter, d = dimorph, m = makropter (s. auch Abb. 57).

5.3.2 Dimorphe Arten

Nutzungstyp

Insgesamt wurden ca. 7.250 Individuen aus 40 Arten untersucht, die eine Anlage zum Flügelpolymorphismus besitzen. Bei weiteren 632 Individuen – überwiegend aus der Bruchtaue – konnte keine Überprüfung der Flügelgröße erfolgen. Die mit Abstand größte Zahl an dimorphen Arten wurde an diesem Standort gefunden. Auf dem trockenen Schmandberg erreichen sie nur sehr geringe Aktivitätsdichten (vgl. Tab. 19, Abb. 58b).

Tab. 19: Anzahl der nachgewiesenen Laufkäfer-Arten und –Individuen an den einzelnen Standorten, die von der Flügelausbildung als dimorph eingestuft werden in den Jahren 2000-2002 (vgl. Text).

	Brucht	Schmandberg	Lenzen	Total
Artenzahl	25	18	24	40
Zahl untersuchter Käfer	4.034	228	2.977	7.239
Gesamt-Individuenzahl	4.644	231	2.996	7.871

In der folgenden Abbildung ist dargestellt, inwieweit Unterschiede in der Flügelausbildung bei diesen dimorphen Arten von der Landnutzung beeinflusst werden, wobei nicht nach Arten oder Standort differenziert wurde. Um die Auswirkungen von drei Jahre Schweinebeweidung gegenüber den Referenznutzungen darzustellen, sind nur die Ergebnisse von 2002 berücks-

sichtigt. Es zeigt sich zum einen, dass der Anteil brachypterer Individuen durchgängig größer ist. Zum anderen ist – entsprechend der Ausgangshypothese einer höheren Dynamik auf den Schweineweiden – festzustellen, dass dort deutlich mehr langflügelige Tiere gefangen werden als auf Brache oder Grünland (30 % – Pig, <20 % – Referenz).

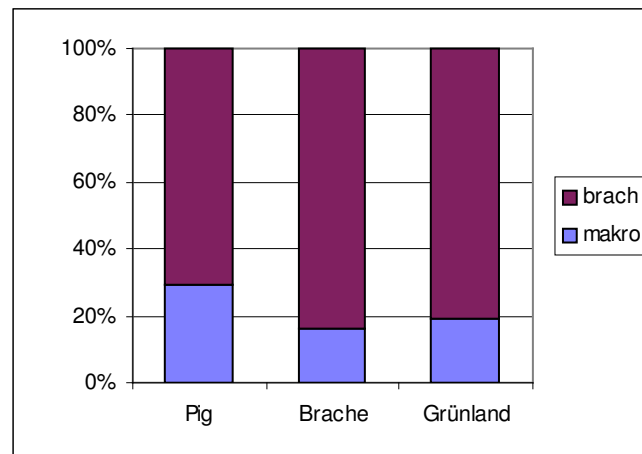


Abb. 59: Relative Anteile an langflügeligen (=makro) und kurzflügeligen (=brach) Individuen bei den dimorphen Arten in Abhängigkeit von der Nutzung im Jahre 2002 (n=2.344).

Standorte

Die höhere Dynamik des Lebensraums Schweineweide bestätigt sich auch bei der Betrachtung der einzelnen Standorte (Abb. 60). Die Ergebnisse legen zudem auch Unterschiede infolge des Weidemanagements nahe. So weist am Schmandberg die intensiver bewühlte und stärker umgebrochene Herbstweide (PHe) (vgl. Kap. 4.3.1) eine größere Zahl makropterer Individuen auf. Ähnliche Unterschiede bestehen auch in der Bruchtaue. Der insgesamt höchste festgestellte Anteil makropterer Tiere mit über 40 % liegt auf der extensiver beweideten Fläche (PE).

Lediglich in Lenzen sind hinsichtlich des Anteils langflügeliger Tiere nur geringe Unterschiede zwischen Brache und Schweineweide zu erkennen oder werden vom Einfluss des Bodenfeuchtegradienten überlagert, d. h. auf den nasseren Teilbereichen treten mehr langflügelte Individuen auf. Die konventionell genutzten Vergleichsflächen liegen hinsichtlich dieses Parameters zwischen den anderen Nutzungen.

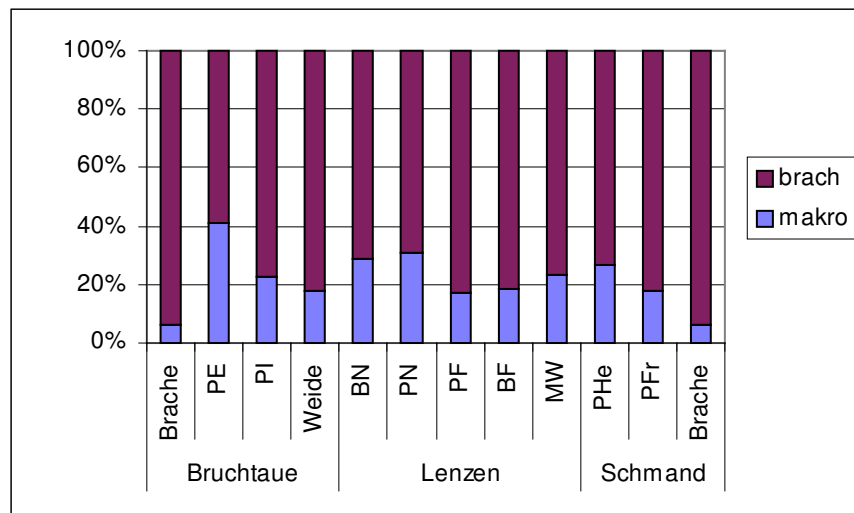


Abb. 60: Relative Anteile an langflügeligen (=makro) und kurzflügeligen (=brach) Individuen im Jahre 2002 bei den dimorphen Arten in Abhängigkeit von Nutzung und Standort (n=2.344).

Abk.: Teilflächen: PE = Schweineweide - extensiver (im Winter nicht beweidet); PI = ...intensiver (ganzjährig beweidet); Weide = Schaf-/Pferdeweide; P/BN = Schweineweide/Brache, nasse Teilfläche; P/BF = ...frisch-feuchte Teilfläche; MW = Mähwiese; PFr = Schwein - Frühjahrsweide, PHe = ...Herbstweide.

Arten

Die häufigsten Arten mit Flügelpolymorphismus waren *Pt. melanarius*, *C. fossor*, *Pt. vernalis*, *B. gilvipes* und *B. guttula*. Bei einigen der als dimorph eingestufteten Arten konnte allerdings keinerlei Variabilität des Merkmals Flügellänge festgestellt werden. Es traten entweder nur langflügelige (m) oder kurzflügelige (b) Individuen auf: im Einzelnen waren dies *Ag. afrum*, *Platynus assimilis* (m), *Cal. fuscipes*, *D. globosus*, *Patr. atrorufus*, *Stomis pumicatus*, *Syntomus truncatellus* (alle b).

Für einige charakteristische Arten, von denen Nachweise in ausreichender Zahl vorliegen, wird die relative Häufigkeit beider Merkmale im Folgenden graphisch dargestellt. Eine vollständige Liste mit Aktivitätsdichten auf den Teilflächen findet sich im Anhang.

Anhand der Abb. 61 wird deutlich, dass auch bei nah miteinander verwandten Arten im gleichen Gebiet völlig verschiedene Verteilungen der Flügelausbildungstypen vorliegen können. Der Anteil langflügeliger Individuen von *B. gilvipes* beträgt stets unter 10 %, Unterschiede zwischen den Teilflächen bestehen kaum. Bei *B. guttula* schwanken die Anteile hingegen zwischen 40 und 60 %. Eine Abhängigkeit von Nutzung oder Bodenfeuchte scheint nicht zu bestehen. Bei *B. properans* gilt ähnliches wie bei den *Pterostichus*-Arten. Alle zeigen auf den Schweineweiden einen deutlich höheren Anteil langflügeliger Tiere. Er erreicht bei *Pt. anthracinus* ca. 75 %. Die Unterschiede zwischen den Arten sind allerdings auch hier beträchtlich (*Pt. strenuus* max. 20 %).

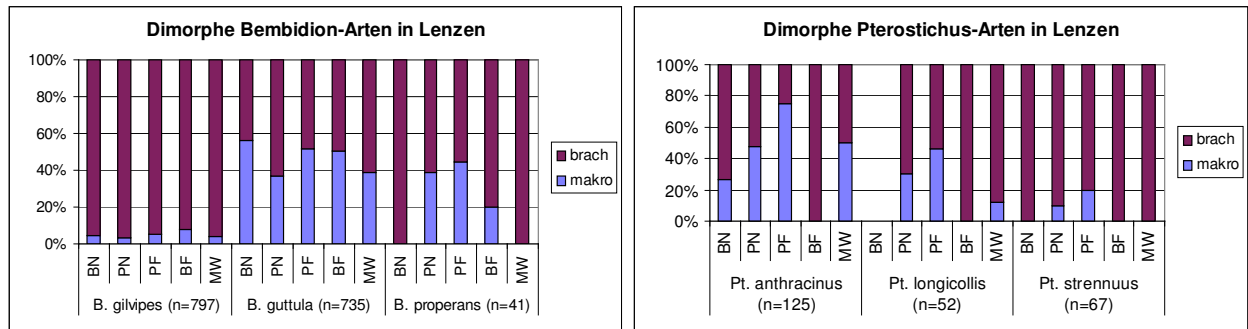


Abb. 61a, b: Relative Häufigkeit lang- (=makro) und kurzflügeliger Individuen (=brach) bei ausgewählten Arten der Gattung *Bembidion* (a.) und *Pterostichus* (b.) am Standort Lenzen in Abhängigkeit von der Teilfläche in den Jahren 2000-2002 (Abk. s. Abb. 60).

Darüber hinaus ergeben sich auch bei der gleichen Art zwischen den Standorten sehr bezeichnende Unterschiede. In den beiden von Überflutungsdynamik gekennzeichneten UG (Lenzen + Bruchtaue) sind die Anteile an langflügeligen Tieren in Abhängigkeit von der Nutzung verschieden (Abb. 62). Während *C. fossor* in Lenzen zwischen 30 und 80 % makroptere Individuen aufweist, sind es in der Bruchtaue max. 5 %. Bei *Pt. strenuus* sind die Verhältnisse umgekehrt. Gleichzeitig sind in Lenzen jeweils auf der Schweineweide die höchsten Anteile an makropteren Tieren zu finden. In der Bruchtaue ist dieser Zusammenhang nicht zu erkennen.

Interessanterweise treten in Lenzen und auf dem Schmandberg (hier nur Einzeltier) langflügelige Individuen von *Pt. strenuus* nur auf der Schweineweide auf, und das auch nur im 2. und 3. Jahr der Beweidung. Gleiche Befunde, mit allerdings geringeren Individuenzahlen, gelangen bei *B. guttula*, *B. lampros* und *Pt. melanarius* in der Bruchtaue, bei *B. properans*, *O. azureus*, *Pt. niger* und *Pt. vernalis* auf dem Schmandberg sowie bei *Pt. longicollis* (vgl. Abb. 61b) und *Pt. niger* (Einzeltier) in Lenzen.

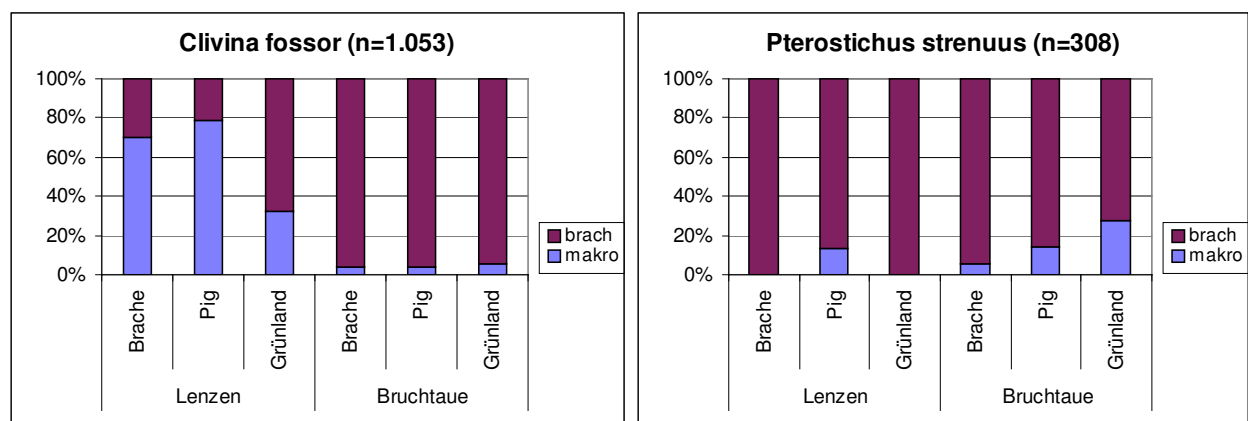


Abb. 62a, b: Relative Häufigkeit lang- (=makro) und kurzflügeliger Individuen (=brach) bei ausgewählten dimorphen Arten (a. *Clivina fossor*; b. *Pterostichus strenuus*) an den Standorten Lenzen und Bruchtaue in Abhängigkeit vom Nutzungstyp in den Jahren 2000-2002.

5.4 Diskussion

5.4.1 Funktionelle Merkmale und Strategien der Laufkäfer auf Schweineweiden

Bestimmte (funktionelle) Merkmale von Carabiden, deren Bedeutung schon seit längerem Gegenstand der Forschung ist – wie die Ausbildung der Flügel (Lindroth 1949) oder das Überwinterungsstadium (Larsson 1939) – werden in der deutschen Fachliteratur gerne zur genaueren Charakterisierung bzw. vergleichenden Bewertung von Gemeinschaften herangezogen (z.B. Rathes & Riecken 1999). Hierbei werden in aller Regel unterschiedliche Biotope miteinander verglichen, die in ihrer Laufkäferbesiedlung deutlich voneinander differieren. Mindestens gleichermaßen von Interesse ist die Frage, inwieweit diesen Merkmalen eine funktionelle Bedeutung zu attestieren ist, d. h. ob sich bspw. in ähnlichen Biotopen Entwicklungen in Abhängigkeit von der Landnutzung ergeben. Deshalb wird im ersten Schritt vergleichend die relative Häufigkeit der Merkmalsausprägungen betrachtet. Die Ergebnisse sind in Tab. 20 zusammengefasst. Für die Analyse der zeitlichen Veränderung, die einen Zusammenhang zur Nutzung möglicherweise besser aufzeigen kann, finden im zweiten Schritt die Ordinationsdaten Verwendung.

Die Ergebnisse belegen ein hohes Maß an Übereinstimmung in den dominanten Merkmalsausprägungen auf Individuenebene zwischen den drei untersuchten Nutzungstypen (Tab. 20). In sechs von acht Fällen sind meist nur geringe Unterschiede hinsichtlich des ermittelten Anteils festzustellen. Aufschlussreich sind die FM **Körpergröße** und **Körperfärbung**. Hier zeigt sich, dass auf den Brachen das Käferspektrum hin zu den sehr kleinen Arten verschoben ist. Gleichzeitig nehmen auf den Schweineweiden metallisch gefärbte Laufkäfer einen deutlich höheren Rang ein, als auf den Referenzflächen.

Tab. 20: Zusammenstellung der quantitativ dominanten Ausprägung verschiedener funktioneller Merkmale der Laufkäfer („Life-history traits“) in Abhängigkeit des Nutzungstyps. Erläuterung der Merkmale in Kap. 5.1.

Merkmal / Life-history trait	Pig		Brache		Grünland	
	dominante Ausprägung	Anteil	dominante Ausprägung	Anteil	dominante Ausprägung	Anteil
Reproduktion (R)	Frühjahr	>70 %	Frühjahr	>80 %	Frühjahr	>70 %
Überwinterung (Ü)	Imaginal	>80 %	Imaginal	>80 %	Imaginal	>80 %
Größenklasse	mittel + klein	>60 %	sehr klein + klein	>70 %	mittel + klein	>60 %
Aktivitätsrhythmik	Tag : Nacht	55:45	Tag : Nacht	55:45	Tag : Nacht	60:40
Nahrung	Generalist	>70 %	Generalist	>60 %	Generalist	>80 %
Lokomotion	Wedge-Pusher	>90 %	Wedge-Pusher	>95 %	Wedge-Pusher	>80 %
Farbe	metallisch + schwarz	je 40 %	schwarz	>60 %	schwarz	>50 %
Behaarung	unbehaart	>90 %	unbehaart	>90 %	unbehaart	>90 %

Nach Ribera et al. (2001) lässt sich bei Laufkäfern eine funktionelle Gruppe für intensiv genutzte Agrarbiotope ermitteln, die sich aus kleinen, flugfähigen, sommer-aktiven Imaginal-überwinterern zusammensetzt. Betrachtet man die relativen Häufigkeiten der Merkmale so wären alle untersuchten Nutzungstypen zu den Intensiv-Nutzungen i.w.S. zu rechnen.

Berücksichtigt man die einzelnen funktionellen Merkmale in der multivariaten Datenauswertung, die auch die zeitliche Veränderung der Gemeinschaften resp. der Merkmale mit einschließt (vgl. Kap. 4.2.2.4), so ergibt sich je nach Standort ein heterogenes Bild (Tab. 21). Sowohl auf Schweineweide wie auch auf konventionell genutztem Grünland sind keine gleichermaßen geförderten Merkmalsausprägungen zu erkennen. Lediglich die Brachen in Bruchtaue und Tieringen lassen sich durch die zunehmende Aktivität von „**sehr großen**“, „**unbehaarten**“, „**hell gefärbten**“ Laufkäfern sowie solchen der **FG 5** (= kleine, nachtaktive Generalisten) charakterisieren. Auf die Tatsache, dass die Unterschiede in der Verteilung der funktionellen Gruppen der Laufkäfer zwischen den Standorten diejenigen der Nutzung deutlich überlagern, weisen die Ergebnisse von Cole et al. (2006) hin, die bei unterschiedlichen Schafbeweidungsdichten erzielt wurden.

Tab. 21: Korrelation bestimmter Merkmalsausprägungen mit den in der Ordination ermittelten Achsen (vgl. Kap. 4.2.2.4). Darstellung für die einzelnen Standorte und Nutzungstypen (Fettdruck weist auf gleichgerichtete Entwicklungen hin). Erläuterung der Merkmale in Kap. 5.1.

Standort	Pig		Brache		Grünland	
	positiv	negativ	positiv	negativ	positiv	negativ
Bruchtaue	FG 2	aktiv Herbst	FG 5	Runner	metallisch	
			sehr groß	Tag		
			dimorph	phytophag		
			hell	schwarz		
	unbehaart					
	aktiv Sommer					
	metallisch		Repro Herbst			
Schmandberg	FG 1 / FG 4	FG 2	Pusher	FG 2	---	---
	schwarz	hell		Runner		
	unbehaart	metallisch		(sehr) groß		
	dimorph	Pron_herz		Collembolen		
	mixophag	behaart				
Tieringen	Runner		FG 2, 5, FG 3		FG 4	
	aktiv Herbst		sehr groß		Pusher	
			klein		Generalist	
			brachypter			
			Digger			
			unbehaart			
			hell			
			Pron_herz			
phytophag						

Diese Ergebnisse belegen die Bedeutung des Faktors Störung für die Ausbildung von Artengemeinschaften, d. h. in erster Linie scheint sich die funktionelle Reaktion anhand der Achse ungenutzt bzw. genutzt zu unterscheiden. Dies deckt sich mit den Befunden von Eyre

(1994), der in seiner umfassenden Analyse der Laufkäfer-Verteilung in Nordengland als zweite bestimmende Größe neben dem Bodenwassergehalt die Störungsintensität ermittelte. Aufgrund der extensiven Schweinebeweidung ist hinsichtlich des Störungsgradienten keine Differenz in der funktionellen Reaktion zum Referenzgrünland festzustellen.

Die Tatsache, dass am Schmandberg ganz andere Merkmale mit den erklärenden Ordinationsachsen in Beziehung stehen, ist vermutlich auf die Nutzungsvorgeschichte des Standortes zurückzuführen, der bereits seit sieben bis acht Jahren brach lag. Die sehr extensive Beweidung führt wahrscheinlich im Wesentlichen zu einer Stabilisierung des Brachezustands. Zudem entwickelte sich eine wesentlich heterogenere Artengemeinschaft als auf den „normal“ genutzten Grünlandstandorten. In Lenzen ergab die Ordination, dass der vorhandene Feuchtigkeitsgradient im Wesentlichen als Erklärung für die Ausbildung der Gemeinschaft dient. Deshalb wurde der Standort in der Tabelle zu nutzungsinduzierten Unterschieden nicht berücksichtigt.

Einzelne funktionelle Merkmale

Grundsätzlich bestehen zwischen einigen der betrachteten Merkmale enge Zusammenhänge, die bei der Interpretation zu berücksichtigen sind: So finden sich bei den Frühjahrsbrütern (= Imaginalüberwinterer) deutlich mehr tagaktive Arten, bei den Herbstbrütern ist es umgekehrt (Luff 1978; Thiele 1977). Ribera et al. (1999a) konnte eine Korrelation des Entwicklungstyps und der Körpergröße feststellen: Imaginalüberwinterer sind insgesamt kleiner. Darüber hinaus sind auch Beziehungen zu den besiedelten Habitaten belegt, die sich auf die mikroklimatischen Verhältnisse zurückführen lassen. Entscheidend ist das Feuchtebedürfnis der Larven. Dementsprechend sind in Wäldern mit ihren ausgeglicheneren klimatischen Bedingungen v. a. „Herbstarten“, in der Kulturlandschaft und in nassen Lebensräumen v. a. „Frühjahrsarten“ anzutreffen (Larsson 1939). Bezüglich der Färbung der Tiere sind Korrelationen zur tageszeitlichen Aktivität sowie ebenfalls zum bevorzugten Habitat nachzuweisen. Hell und braun gefärbte Laufkäfer sind zumeist nachtaktiv, metallische Arten bevorzugen offene Habitats und jagen am Tage (Luff 1978; Tietze 1974). Auch die Körpergröße und die Ernährungsweise der Carabiden sind nicht unabhängig voneinander, was sicherlich auch Einflüsse auf die Bildung der funktionellen Gruppen von Cole et al. (2002) gehabt haben dürfte (vgl. Kap. 5.1.2). Demnach sind Collembolen-Jäger nur bei den kleinen und sehr kleinen Arten zu finden und sehr große Arten der Gattung *Carabus* sind immer Generalisten.

Reproduktions-/Überwinterungstyp

Im Einklang mit diesen sehr grundlegenden Erkenntnissen zur Laufkäfer-Ökologie stehen einige der in dieser Arbeit erzielten Resultate: Auf den Referenz-Brachen, die sich durch konstantere Bedingungen hinsichtlich Bodenfeuchte und Mikroklima auszeichnen (vgl. Kap. 4.3.1), nehmen bspw. die relativen Anteile von nachtaktiven, im Herbst reproduzierenden und als Larven überwinternden Laufkäfer zu. Sehr ähnliche Befunde, sogar was die Verhältnisse der Reproduktions-/Überwinterungstypen betrifft, erzielten Menke (2000) und Müller (2001). Auch Kinnunen & Tiainen (1999) melden von Brachflächen in der Agrarlandschaft

Finnlands einen deutlich höheren Anteil an Herbstarten (ca. 70 %). Überraschend ist der allgemein und auch im konventionell genutzten Grünland hohe (z.T. noch zunehmende) Anteil an im Frühjahr reproduzierenden Laufkäfern. Aufgrund der ausgesprochen trockenen Standortbedingungen in Tieringen und am Schmandberg wäre mit einem höheren Anteil an „Herbstarten“ zu rechnen gewesen (Tietze 1973c). Bspw. zählten bei Handke (1995) auf Sandtrockenrasen ca. 60 %, bei Grosskopf (1989) auf Halbtrockenrasen (im Weserbergland) bis zu 70 % der Individuen zu dieser Gruppe. Dass hingegen in feucht-nassen Lebensräumen auch über 90 % der gefangenen Käfer zu den Frühjahrsarten (= Imaginalüberwinterer) gehören, zeigen Daten aus der Lenzener Elbaue (Müller 2001), dem Bremer Werderland (Handke 1995; Menke 2000) sowie den Küstenüberflutungsmooren an der südlichen Ostsee (Schliemann 2007). Dort war ihr Anteil in länger und häufiger überfluteten, d. h. tiefer liegenden Grünlandbereichen deutlich höher.

Ribera et al. (2001) fanden in ihrer Analyse des Zusammenhangs funktionaler Merkmale und unterschiedlicher Landnutzung auf intensiv genutzten Flächen mehr Imaginalüberwinterer (= Frühjahrsarten), die ihren Aktivitätsschwerpunkt im Sommer hatten. Sie vermuteten eine Beziehung zwischen Feldbearbeitung bzw. Mahdterminen und der Förderung bestimmter Entwicklungs- und Aktivitätstypen. D. h., dass im Sommer/Herbst reproduzierende Arten v. a. auf extensiven Standorten geeignete Überlebensbedingungen fänden und im Umkehrschluss auf Intensiv-Flächen v. a. Imaginalüberwinterer vorkämen, die nicht von einer Zerstörung der Larvalhabitate betroffen wären. Ähnliche Zusammenhänge deuten sich auch anhand der Ordinationsergebnisse an. So besteht in der Bruchtaue eine positive Entwicklung der Herbstarten entlang der Verbrauchsachse, auf den Schweineflächen gehen sie hingegen zurück. Eine Schädigung der Larven ist auf den ganzjährig umgewählten Standorten im Winterhalbjahr durchaus denkbar³⁰ – scheint aber zumindest in Tieringen nicht zu erfolgen (positive Entwicklung Herbstarten, vgl. Tab. 21). Zur Klärung dieser Frage wären vertiefende Untersuchungen verbunden mit einer speziellen Erfassung der Larvalstadien hilfreich.

In diesem Zusammenhang erscheint bemerkenswert, dass sich auf qualitativer Ebene in Abhängigkeit des Standorts negative Effekte der Schweinebeweidung auf Frühjahrsarten abzeichnen. Betrachtet man die Nachweise frisch „geschlüpfter“ Laufkäfer (vgl. Anhang) so fällt auf, dass in den Auen (Lenzen, Bruchtaue) die Anteile der Arten mit einer sommerlichen Larvalentwicklung deutlich niedriger liegen als in der regulären Fallenerfassung (um 13 bzw. 20 %). Demnach wäre denkbar, dass aufgrund der im Nassen intensiveren Wühltätigkeit eine Kombination aus ungünstigen Entwicklungsbedingungen für die meist hygrophilen Larven – die stärkere Öffnung der Vegetation führt im Sommer zu mehr Trockenheit im Boden³¹ – sowie direkter Schädigung zu einer Verschiebung im Artenspektrum führen könnte. Auf den Trockenstandorten sind die Larven aber besser an Hitze etc. angepasst, so dass vergleichbare Effekte nicht im selben Ausmaß zu erwarten sind bzw. die Lebensbedingungen sogar verbessern.

³⁰ Besonders betroffen müssten insbesondere Großcarabiden sein. Es wurden aber auch in der Bruchtaue über den gesamten Untersuchungsverlauf regelmäßig Larven der Gattung *Carabus* in den Fallen nachgewiesen.

³¹ Im Winterhalbjahr treten keine vergleichbaren Temperaturschwankungen auf – so dass keine Beeinträchtigung der Larvalüberwinterer durch diese sekundären Effekte wahrscheinlich sind.

Körpergröße

Generell wird bei Laufkäfern angenommen, dass die Verteilung der Größenklassen mit der Stabilität bzw. Störungsfrequenz von Lebensräumen eng zusammenhängt. Gemäß der „*Increasing-average-size hypothesis*“ von Lövei & Magura (2006) sollte mit zunehmender Stabilität auch eine Zunahme der Körpergröße erfolgen (Szyszko 1983). Tatsächlich ist in Wäldern der Anteil (sehr) großer Arten am höchsten, gefolgt von Gehölzbiotopen und der Kulturlandschaft (Raths & Riecken 1999).

Besonders der Störungseinfluss stand in den vergangenen Jahren im Fokus zahlreicher Arbeiten, welche Laufkäfer-Gemeinschaften entlang von Urbanisierungsgradienten anhand von Arten- und Individuenzahlen, Flugfähigkeit und eben Körpergröße untersuchten (Alarukka et al. 2002; Grandchamp et al. 2000; Hartley et al. 2007; Ishitani et al. 2003; Magura et al. 2006; Magura et al. 2004; Niemelä et al. 2000; Niemelä et al. 2002; Sustek 1987; Weller & Ganzhorn 2004). Während sich die Ergebnisse hinsichtlich Diversität etc. uneinheitlich darstellen, wurde die abnehmende Körpergröße in Richtung des Verstädterungs-Gradienten i.d.R. bestätigt. Sadler et al. (2006) resümieren, dass sehr große, flugunfähige Habitatspezialisten (z. B. stenotope Waldarten) als besonders empfindlich gegenüber Urbanisierung gelten müssen. Diese Zusammenhänge sind allgemein durch die „*Habitat templet theory*“ zu erklären (Southwood 1977; 1988). Demnach seien *life-history traits* an die Frequenz von Habitatstörungen gekoppelt. D. h., dass bspw. in stabilen, störungsarmen Habitaten große, wenig mobile Arten mit geringer Fortpflanzungsrate begünstigt würden. Im Umkehrschluss werden durch eine hohe Störungsfrequenz, z. B. in dynamischen Habitaten, eher kleine und hoch mobile (Pionier)Arten begünstigt (Ulrich et al. 2007). Analog sind die Befunde zur intensiven Nutzung von Kulturlandschaftsbiotopen zu bewerten, in denen ebenfalls geringe Größenklassen dominieren (Ribera et al. 2001; Tietze 1985). Besonders *Carabus*-Arten gelten als sensible Indikatoren für eine Nutzungsintensivierung (Blake et al. 1994; Cole et al. 2002). Auch die hier untersuchten Schweineweiden sind mitunter einer erheblichen Störungsfrequenz ausgesetzt, besonders auf den ganzjährig genutzten Standorten. Hier wäre demzufolge mit dem Rückgang von sehr großen (*Carabus* spp.) bzw. Habitatspezialisten zu rechnen, was sich aber im Rahmen der Untersuchung nicht abzeichnet (s.u.). Dass sich entsprechende Effekte bei Beweidung nachweisen lassen, zeigte Schliemann (2007) beim Vergleich unterschiedlich genutzten Salzgrünlands. Auf den bewiedeten Flächenwiesen die Laufkäfer eine geringere mittlere Körpergröße und Biomasse auf.

Im Vergleich der relativen Häufigkeiten auf den verschiedenen Nutzungstypen zeigen sich für Schweineweide und Brache gegenläufige Entwicklungen. Das normale Grünland weist hingegen weitgehend konstante Häufigkeitsanteile auf. Schweineweiden lassen hier eine Zunahme an sehr großen Käferindividuen sowie -arten erkennen. Auf den Brachen steigt v. a. der Anteil an sehr kleinen Individuen, einige sehr große Arten verschwinden. Gliedert man diese Befunde nach Ernährungstypen auf, wie von Lövei & Magura (2006) gefordert, zeigt sich, dass sich dieser Befund sowohl für Generalisten als auch für phytophage Arten

bestätigt.³² Auch die mittlere Körpergröße entwickelt sich in den drei Jahren unabhängig vom Standort auf den Schweineweiden positiv. Auf den Brachen werden die Käfer hingegen kleiner.

Diese Unterschiede werden dadurch begünstigt, dass Schweineweiden und Brachen einen sehr unterschiedlichen Raumwiderstand aufweisen. Demnach könnten die Ergebnisse durch die unterschiedliche Wahrscheinlichkeit beeinflusst sein, die sehr laufaktiven Großlaufkäfer zu fangen (Heydemann 1957). Diese ist auf der von der Vegetationsstruktur her offenen Schweineweide als höher einzustufen. Einige Autoren schätzen deshalb die Habitateignung von Brachflächen für *Carabus*-Arten generell als schlechter ein (Aßmann 2003).

Die Ordinationsergebnisse belegen allerdings Korrelationen zwischen Körpergröße (*Carabus* spp.) und den Verbrachungsachsen in der Bruchtaue und in Tieringen (s.o.). Gleichzeitig sind in der Bruchtaue bzgl. dieser FG auch Zusammenhänge mit der Schweinebeweidung zu erkennen, wobei sich das unterschiedliche Management der Flächen nicht auszuwirken scheint. Am Schmandberg gehen die sehr großen Arten generell auf allen Teilflächen zurück, allerdings ist die Anzahl gefangener Tiere mit insgesamt nur 38 Individuen als zu gering zu bezeichnen, um hieraus detaillierte Rückschlüsse anzuleiten. Außerdem dürfte es sich zumeist um Zuwanderer aus den nahen Waldflächen handeln, die nicht auf den Untersuchungsflächen reproduzieren. Im intensiver genutzten Referenzgrünland sind *Carabus* spp. sehr selten (Bruchtaue) oder fehlen ganz (Tieringen), was im Einklang mit den geschilderten Ausgangshypothesen besteht.

Im Unterschied zur oben gemachten Aussage von Assmann (2003) betont die Mehrzahl der Untersuchungen, z. B. die baden-württembergischen Bracheversuche (Brauckmann et al. 1997) oder die Analyse der Laufkäferfauna in der schottischen Agrarlandschaft (Cole et al. 2002; Ribera et al. 2001), bessere Lebensbedingungen sehr großer Arten (*Carabus* spp.) auf Brachen bzw. extensiv genutzten Habitaten, z. B. hinsichtlich Mikroklima und Versteckmöglichkeiten. Weitere Erklärungen, die für diese Beobachtungen herangeführt werden, sind die limitierten Ausbreitungsmöglichkeiten der flugunfähigen Käfer (den Boer 1970; 1990a), das zeitlich schwankende Ressourcenangebot (Nahrung etc., Blake et al. 1994) sowie negative Auswirkungen der Bodenbearbeitung auf Intensivflächen (Larvenschädigung, Bodenverdichtung etc., Foster et al. 1997). Auch die Trittwirkung von Weidetieren beeinflusst bei höheren Besatzdichten die Bodenstruktur negativ (Schliemann 2007).

Gleichzeitig ist an den vorliegenden Ergebnissen zu erkennen, dass auch kleine bzw. sehr kleine Laufkäfer (FG 5, sensu Cole et al. 2002) auf den Brachen häufiger gefangen werden. Auch Menke (2000) meldet von Brachen ein Überwiegen der kleineren Arten, während für konventionelles Grünland mittelgroße Vertreter typisch waren. Diese Aussagen bestätigt Vowinkel (1998) für das Grünland des Harz. Beide Autoren konnten zeigen, dass auf Extensiv-Grünland der Anteil großer Arten höher war.

³² Die Collembolen-Spezialisten nehmen aufgrund des eingeschränkten Größenspektrum (nur Klasse 4+5) eine Sonderstellung ein – hier ist in beiden Nutzungstypen eine relative Größenzunahme zu beobachten.

Neben der Urbanisierung und Nutzungsintensivierung kommen auch weitere Störungsregimes in Betracht, welche das Auftreten kleiner Individuen begünstigen sollten. Bspw. konnte Handke (1995) diese Annahme für Gewässerufer und Spülfelder bestätigen, Martikainen et al. (2006) fanden in borealen Wäldern mit Feuereinfluss ebenfalls mehr kleine Käfer. Demnach wäre zu erwarten, dass in den tiefliegenden, von stark schwankenden Wasserständen geprägten Qualmwasserarealen in Lenzen überwiegend kleine Arten vorkommen. Dies bestätigt sich anhand der Ordination, welche die Größenklassen entlang der Feuchteachse aufspannt.³³

Insgesamt sind auf den verschiedenen Schweineweiden unterschiedliche Faktoren bzgl. Störungsintensität bzw. -frequenz sowie abiotischer Standortbedingungen wirksam, welche sich in der Größenverteilung niederschlagen. Es liegen aber Anzeichen vor, dass sich sowohl für Schweineweide als auch für die Brachen die *“increasing-average-size hypothesis”* (s.o.) bestätigt. D. h., dass beide zu den „Extensiv“-Nutzungen zu zählen sind, da kein Rückgang der als empfindlich eingestuften sehr großen Arten zu erkennen ist. Die beobachteten Häufigkeitsunterschiede dürften in erster Linie auf den unterschiedlichen Raumwiderstand zurückzuführen sein. Inwiefern dies auch für die Zunahme kleinerer Arten bestimmend ist, lässt sich im Rahmen der erfolgten Erhebungen nicht abschließend klären. Hier wären weitere Untersuchungen wünschenswert. Im konventionell genutzten Grünland bestätigt sich entsprechend der Ausgangshypothese ein Rückgang der Abundanz großer Arten.

Ernährungstyp

Auffälligster Unterschied hinsichtlich der Ernährungstypen war die relative Zunahme der Aktivität phyto- und mixophager Individuen auf den Schweineweiden.³⁴ Die relative Häufigkeit war dort und auf der Brache ähnlich, wobei auf letzterer einige der phytophagen Arten im Zuge der Verbrachung verschwanden. Anhand der Ordination ergeben sich Korrelationen zwischen den phytophagen Käfern und der „Beweidungsachse“ am Schmandberg (positiv) sowie der Verbrachungsachse in Tieringen (positiv) und in der Bruchtaue (negativ). In Lenzen erreicht dieser Ernährungstyp einen größeren Anteil auf den blütenreicheren frischfeuchten Teilflächen. Die ermittelten Anteile von 20 bis 40 % der Käfer entsprechen den Daten von Grosskopf (1989). Eindeutige Unterschiede zwischen den Nutzungen konnte er hingegen nicht ermitteln, da die Referenz-Flächen sehr heterogen ausgewählt waren.

Die Bedeutung des Anteils an phytophagen Laufkäfern in einer Laufkäfergemeinschaft wird in der Fachwelt unterschiedlich eingeschätzt. Nach Ribera et al. (2001) sind sie typisch für intensiv genutzte Flächen; auch bei Cole et al. (2002) bestand eine Abhängigkeit zumindest für die Aktivität (s.o.). Gleichwohl fanden dieselben Autoren heraus, dass die Artenzahl samenfressender Arten besonders hoch in halb-natürlichen Graslandökosystemen ist. Purtauf et al. (2004) konnte beim Wandel von Acker- zu Grünlandgemeinschaften einen

³³ Dies steht im Widerspruch zu den Daten von Müller (2001), die aus tiefliegenden, dynamischen Uferhabitaten nicht die durchschnittlich geringste Körpergröße meldet.

³⁴ Diesen Nachweis mit Bodenfallen zu führen, ist aufgrund der i.d.R. geklumpten Verteilung dieser Gruppe nicht selbstverständlich. Nach Dennis et al. (1997) bevorzugen sie die Vegetation im Bereich von Dunghaufen.

Wechsel des dominanten Ernährungstyps von *carnivor* zu *phytophag* feststellen. Nach Meinung mehrerer Autoren besteht ein Zusammenhang zwischen der Pflanzendiversität und der Artenzahl *phytophager* Laufkäfer in intensiven Agrarlandschaften (Holland & Luff 2000; Thomas et al. 2001). Kinnunen & Tiainen (1999) fanden sie aus diesem Grund überwiegend auf floristisch diverseren Ackerbrachen. Darüber hinaus wurden bereits *granivore* Laufkäfer, z. B. der Gattung *Amara*, als Indikatoren für eine Extensivierung der Ackernutzung herangezogen (Luka et al. 2000; Pfiffner & Luka 1999). Als Begründung wurde die erhöhte Zahl an Wildkräutern genannt (z.B. auch Andersen & Elton 2000).

Neben der Zunahme *phytophager* Arten auf den Schweineweiden sticht der hohe Anteil an spezialisierten Collembolen-Jägern im Grünland ins Auge.³⁵ Hierzu zählen die optisch jagenden Laufkäfer der Gattung *Notiophilus*, wie auch *Loricera pilicornis* oder bestimmte *Trechus*- und *Bembidion*-Arten. Sowohl Ribera et al. (2001) als auch Cole et al. (2002) weisen darauf hin, dass ein Zusammenhang zwischen der Aktivität von Collembolen-Jägern und der Nutzungsintensität besteht. Auf extensiv genutzten Flächen weist diese funktionelle Gruppe zudem eine geringere Artenvielfalt auf. Ursächlich lässt sich dies zum einen auf die bessere Nahrungsverfügbarkeit zurückführen – Springschwänze profitieren demnach von der stärkeren Düngung der Flächen und erreichen dort eine höhere Abundanz (Pollet & Desender 1987). Auch Andersen & Elton (2000) berichten vom Rückgang typischer Collembolen-Jäger bei der Umstellung auf ökologischen Landbau. Im Zuge dieser Untersuchungen bestätigt sich die höheren Aktivitäten dieser Gruppe auf den Intensiv-Grünlandflächen. Auswirkungen auf die Artenzahl traten nicht auf.

Weiterhin wird in den lückiger bewachsenen „Intensiv“-Flächen die Beuteerreichbarkeit (= Jagderfolg) für die optischen Jäger besser (Cole et al. 2005; Telfer et al. 2000). Dass bei der Interpretation der Ergebnisse auch immer die autökologischen Ansprüche der Einzelarten berücksichtigt werden müssen, lässt sich an den ebenfalls auf Collembolen spezialisierten *Leistus* spp. erkennen. Im Unterschied zu den oben genannten Laufkäfern jagen sie nicht optisch, sondern taktil in der dichten Streuschicht und reagieren dementsprechend i.d.R. negativ auf Nutzungsintensivierung (Cole et al. 2005).

Aktivitätsrhythmik, Körperfärbung bzw. -behaarung

Die tägliche **Aktivitätsrhythmik** kann nur im Zusammenhang mit dem Entwicklungstyp sowie der Körperfärbung (bzw. -behaarung) diskutiert werden, da zwischen diesen Merkmalen sehr enge Gemeinsamkeiten bestehen (s.o.). Demnach sind im Offenland überwiegend tagaktive, metallisch bzw. schwarz gefärbte „Frühjahrsarten“ zu erwarten (Desender et al. 1984; Luff 1978). Dies zeigt sich auch an den vorliegenden Ergebnissen, v. a. im Referenz-Grünland (s.u.) und den Brachen. Wenngleich letztere eigentlich zu den Offenlandsbiotopen zu zählen sind, deutet die Entwicklung der Artengemeinschaft mit einer Zunahme von hygrophilen A. und waldbewohnenden Laufkäfern (vgl. Kap. 4.2.1) sowie der sie charakterisierenden Merkmale in eine andere Richtung: Demnach kommt es zur Zunahme von hell

³⁵ Gleichzeitig gehen sie auf den Brachen zurück. Besonders ausgeprägt ist dieser Zusammenhang am Standort Tübingen.

gefärbten, nachtaktiven (= FG 5) und unbehaarten Käfern. Solche Arten können aber auch auf Kalkmagerrasen und deren Sukzessionsstadien die größte Aktivität entfalten (Grosskopf 1989).

Je nach Standort sind auf den von der Vegetation her offeneren Schweineweiden schwarz oder metallisch gefärbte Tiere begünstigt. Auch in der Bruchtaue entwickeln sich schwarze und tagaktive Arten entgegen der Verbrachungsachse. Insgesamt betrachtet verlaufen die relativen Änderungen dieser Merkmale auf Brache und Referenzgrünland gegenläufig: Für das Grünland wurde eine Abnahme von a.) im Herbst reproduzierenden, b.) nachtaktiven und c.) hell gefärbten Laufkäfern festgestellt.

Entscheidend für die nächtliche Aktivität der zumeist Waldarten ist nicht die Lufttemperatur, sondern deren höhere Feuchtigkeitsansprüche. Dies bedingt, dass bei entsprechenden Witterungsbedingungen (kühl-feucht) auch „nachtaktive“ Arten am Tag aktiv sein können (Kegel 1990). Die metallische **Körperfärbung** ist hierbei ebenso wie die **Behaarung** der Elytren bzw. des Halsschildes (z. B. *Ps. rufipes* oder *H. affinis*) als Beitrag zur Thermoregulation zu sehen.³⁶ Interessanterweise ergeben sich bzgl. des Merkmals Behaarung nur auf der Schweineweide deutlichere Änderungen. Die beobachtete quantitative und qualitative Zunahme könnte auf die insgesamt größere Strahlungssumme auf den offenen Flächen zurückzuführen sein (vgl. Kap. 4.3.1). In den Brachen mit ihrem kühl-feuchteren Mikroklima ist damit zu rechnen, dass dieser Form der Anpassung keine gleichermaßen hohe Bedeutung zukommt.

Cole et al. (2002) ermittelten auch eine Beziehung zwischen der Aktivitätsrhythmik und der Ernährungsweise. So besteht in der schottischen Agrarlandschaft ein Zusammenhang zwischen der Nutzungsintensität und der Aktivität von tagaktiven Samenfressern (= phytophage A.) sowie der Artenzahl von nachtaktiven Generalisten. Ähnliche Übereinstimmungen lassen sich mit der geringeren Stichprobengröße dieser Untersuchung nicht nachvollziehen.

Fortbewegungstyp

Die Unterschiede hinsichtlich der Fortbewegungstypen sind nur gering – auf allen Nutzungstypen dominiert der Standardbauplan („Wedge-Pusher“, > 80 %), wobei er auf den Brachen den größten Anteil einnimmt. Hier kommt es zum Rückgang von Arten und Individuen mit Anpassungen an schnelles Laufen („Runner“). Dies lässt sich z.T. mit dem zunehmenden Raumwiderstand (Verfilzung, Streuschicht) erklären. Entsprechend besteht eine Korrelation dieser Merkmalsausprägung mit den lückigen Schweineweiden in Tieringen und den frisch-feuchten Bereichen in Lenzen. Grabende Arten der Gattungen *Clivina* und *Dyschirius* werden hingegen v. a. auf den Schweineweiden gefördert. Dass sie insgesamt von einem größeren Offenbodenanteil profitieren, konnte Desender (1983) auf Ackerflächen belegen.

³⁶ In offenen Habitaten bestünde an heißen Sommertagen die Gefahr der Überhitzung der Käfer (Kegel 1990).

Insgesamt zeigt sich, dass durchaus Beziehungen zwischen den funktionellen Merkmalen und den erklärenden Achsen der Ordination bestehen. Die standörtlichen Unterschiede scheinen allerdings entscheidender (vgl. Ordinationsdiagramm aller Standorte, Abb. 51; s. auch Cole et al. 2006). Dies wird insbesondere am Standort Lenzen deutlich, wo sich entlang des Feuchtegradienten sehr charakteristische Differenzen ergeben. Auf den engen Zusammenhang zwischen bestimmten Merkmalen und den besiedelten Habitaten wurde bereits wiederholt hingewiesen (Luff 1978; Thiele 1977).

5.4.2 *Flugfähigkeit von Laufkäfern in einem dynamischen Landnutzungssystem*

Die Flügelausbildung von Carabiden wird im vorliegenden Fall in zwei verschiedenen Maßstäben betrachtet, die einen ökologisch anderen Hintergrund besitzen, auch wenn die resultierende Aussage ähnlich ist. So wird zum einen der Anteil an langflügeligen (= makropteren) Arten/Individuen in Laufkäfergemeinschaften analog zur Körpergröße als Maß für die Dynamik bzw. Stabilität des Lebensraums gewertet (z.B. Raths & Riecken 1999, vgl. Kap. 5.3.1). Dies ist in der engen Verknüpfung dieser beiden Merkmale begründet, wenn es um die schnelle Besiedlung neu entstandener Habitate geht. Mit anderen Worten: typische Pionierarten sind durch geringe Körpergröße und gutes Dispersalvermögen (= Flugfähigkeit) gekennzeichnet (den Boer 1990a).

Zum anderen stehen auf individueller Ebene Arten im Blickpunkt des Interesses, die einen Flügelpolymorphismus aufweisen (vgl. Kap. 5.3.2). Das bedeutet, dass einzelne Individuen entweder lange oder kurze Hinterflügel besitzen. Das Verhältnis beider Ausprägungstypen ermöglicht Aussagen über die seit der Besiedlung vergangene Zeit (den Boer et al. 1980) und demnach über die Stabilität von Lebensräumen (Aukema et al. 1996, s.u.). Entsprechend dieser zwei Ansätze wird im Folgenden die Diskussion in zwei Teile gegliedert.

Allgemeine Häufigkeit der Flügellängen

Gemäß der geschilderten Ausgangssituation wäre zu erwarten, dass die Schweineweiden aufgrund des hohen Maßes an Störungen (Wühltätigkeit), insbesondere auf den ganzjährig betriebenen Standorten einen höheren Anteil an makropteren Individuen aufweisen als die Vergleichsflächen. Tatsächlich herrschen – bezogen auf alle UG – auf den Schweineweiden die konstantesten Bedingungen. V. a. auf den Brachen und weniger ausgeprägt im Grünland steigt der Anteil an kurzflügeligen Käfern. Eine geringfügige Zunahme des Anteils makropterer Tiere ist auf den Grünlandflächen zu erkennen. Demgegenüber zeigten sich im Bremer Feuchtgrünland sehr klare Unterschiede (Menke 2000): Auf den Brachen stellten dimorphe Individuen zwei Drittel der Tiere, im genutzten Grünland nur 20 %. Kurzflügelige Käfer spielten auch hier eine nachgeordnete Stellung (~2 %).

Generell gilt ein geringer Anteil an brachypterer Individuen als charakteristisch für frühe Sukzessionsstadien (Riecken 1992), sei es auf Rekultivierungsflächen (Albrecht et al. 1994; Schwerk & Abs 1995), an Ufern (Grube & Beyer 1997; Müller 2001 u.a.) oder in urbanisierten Lebensräumen (Hartley et al. 2007; Sadler et al. 2006). Kielhorn (2004) fand auf unterschiedlich alten Aufforstungsflächen einen sehr deutlichen Zusammenhang zwischen Alter und dem Anteil kurzflügeliger Arten bzw. Individuen. Insofern bestätigt die beobachtete Zunahme der kurzflügeligen Laufkäfer auf den Brachen – mit ihren zunehmend stabilen Lebensbedingungen – die Grundannahme.

Besonders bei instabilen Lebensbedingungen sind typische Pionierarten begünstigt, die durch ihre Flugfähigkeit zum Beispiel auf Hochwasserereignisse reagieren können (den Boer 1970; Spang 1996). So konnten Lang & Pütz (1999) in einem Nasspolder des Unteren Odertals zeigen, dass sich die Anteile der flugdynamischen Typen innerhalb eines Jahres in Abhängigkeit vom Überschwemmungsgeschehen verschoben. Brachyptere Tiere konnten sie nur in den nicht überstauten Bereichen feststellen. Erst nach ablaufendem Hochwasser wanderten zahlreiche flugfähige Tiere in die Flächen ein. Auch auf intensiv landwirtschaftlich genutzten Flächen, etwa auf Äckern, können nur noch flugfähige Tiere auf die häufigen Störungen rechtzeitig reagieren. Ein- und Auswanderung finden hier im steten Wechsel statt (de Vries et al. 1996; den Boer 1990b). Schliemann (2007) fand eine Korrelation zwischen dem Anteil flugunfähiger Individuen und der Mächtigkeit der Streuschicht sowie zwischen der Lückigkeit der Vegetation und dem Anteil an potenziell flugfähigen Käfern. Wurth (2004) erklärte die beobachtete Zunahme makropterer (und eurytoper) Individuen mit einer zu intensiven Beweidung. Diese Annahme könnte auch für die Standorte Bruchtaue und Tieringen eine Rolle spielen. Im Vergleich intensiver, extensiver und brachgefallener Berg-Mähwiesen stieg der Anteil makropterer Tiere mit der Nutzungsintensität (Vowinkel 1998).

Bei den einzelnen UG liegt eine Zunahme des Anteils langflügeliger Tiere auf den Schweineweiden nur in Lenzen vor (Abb. 58c). Im gleichen Landschaftsraum konnte Müller (2001) für dieses funktionelle Merkmal keine Abhängigkeit von der Landnutzung feststellen. Allerdings betont sie die Bedeutung der Höhenlage in der Aue sowie der Überflutungshäufigkeit: D. h. tief liegende Flächen hatten mehr flugfähige Tiere, deren Anteil nach Hochwasser weiter anstieg. Diese Ursachen bilden sich auch in den vorliegenden Ergebnissen ab – die höherliegenden Grünland- und Schweineflächen zeichnen sich durch mehr brachyptere Tiere aus. Gleichzeitig ist aber auch eine Zunahme langflügeliger Individuen nachzuweisen. Herold (2001) beschreibt eine Abnahme der makropteren zu Gunsten der dimorphen Individuen auf älteren Grünlandbrachen in der Lenzener Elbaue.

Bzgl. der Ausgangshypothese (s.o.) lässt sich tatsächlich auf allen Brachstandorten eine Zunahme an brachypteren Käfern feststellen, der besonders in Tieringen und der Bruchtaue sehr deutlich ausfällt. Auffällig ist zudem der Unterschied zwischen dem trockenen Schmandberg und den Vergleichsstandorten hinsichtlich des Anteils an dimorphen Laufkäfern, der dort max. 10 % beträgt. Handke (1995) sowie Albrecht et al. (1994) ermittelten in vergleichbaren Lebensräumen ähnliche Verhältnisse: Demnach waren im feuchten und überfluteten Grünland dimorphe Individuen dominant, auf trockeneren Feldrainen hingegen makroptere Tiere (>80 %). Kurzflügelige Carabiden erreichten max. 5 % der Aktivitätsdominanz (in Gehölzen), in den Feldrainen aber durchweg weniger (<1,5 %).

Dimorphe Arten

Abb. 59 zeigt, dass unabhängig vom Standort bei den Arten mit Flügelpolymorphismus zwischen 20 und 30 % der gefangenen Tiere lange Hinterflügel aufweisen. Die Anteile der makropteren Individuen sind hierbei auf den Schweineflächen deutlich höher als auf Brache und konventionellem Grünland. An den Standorten Bruchtaue und Schmandberg bestätigt sich dieses Bild, lediglich in Lenzen ist neben der Landnutzung die Wasserstandsdynamik auf den Flächen mit entscheidend (Abb. 60): D. h. in den tief liegenden, nassen Brachflächen wird das Auftreten langflügeliger Tiere begünstigt (Müller 2001, s.o.).

Werden zum besseren Verständnis einzelne dimorphe Arten betrachtet, so zeigt sich zuerst ein relativ heterogenes Bild (Abb. 61, Abb. 62). Je nach Standort und Art sind sehr deutliche Häufigkeitsunterschiede zwischen den Nutzungsvarianten zu erkennen: die *Pterostichus*-Arten in Lenzen sind auf den störungsgeprägten Schweineweiden stets häufiger langflügelig. Müller (2001, 149) analysierte ebenfalls in den Elbauen über 1.100 Individuen dimorpher Arten und fand deutliche Unterschiede, v. a. zwischen dem Vor- und Hinterland des Deiches – was sich ebenfalls auf die Störungsintensität, hier indes durch Überflutungen, zurückführen lässt. Bei *Pt. melanarius* mit Schwerpunkt im Hinterland waren ca. 90 % der Tiere kurzflügelig, bei *Pt. anthracinus* (Schwerpunkt Vorland) war es umgekehrt. Dies deckt sich in etwa mit den in dieser Arbeit gemachten Befunden, wobei der Anteil langflügeliger Individuen bei *Pt. anthracinus* im Mittel nur 40 % beträgt. Demgegenüber wurden von mir bei *C. fossor* mit knapp 70 % makropteren Tieren ein deutlich höherer Anteil gefunden (50 % bei Müller 2001), der sich zudem merklich zwischen den Nutzungen unterschied (Abb. 62a). Auch bei der eurytopen Offenlandsart *B. properans* lassen sich die Ergebnisse in Richtung der Ausgangshypothese interpretieren: Während auf den Schweineflächen fast die Hälfte der Tiere lange Alae aufweisen, wurde dies auf der nassen Brache und der Wiese gar nicht festgestellt.

Dass sich die Überflutungsdynamik direkt auf die Verteilung der Flügelängen bei den dimorphen Arten auswirkt, konnte Müller (2001) an der Elbe anhand eines Jahres ohne Hochwasser (1998) zeigen – in der Folge sank der Anteil der flugfähigen Tiere. Die Ursache ist im Rückgang des entsprechenden Genotyps durch Abwanderung bzw. Ausbreitung zu sehen (den Boer 1970). Allerdings können auch Fitness-Unterschiede zu Änderungen in der relativen Häufigkeit führen. Generell wird kurzflügeligen Individuen eine höhere Fitness attestiert (Aukema 1995).

Unter sehr ähnlichen Vorzeichen, nämlich in Abhängigkeit vom Frühjahrshochwasser an der Oder, betrachteten Lang & Pütz (1999) die Verteilung der Flügelmorphen bei den Imaginalüberwinterern *Pt. anthracinus* und *Pt. vernalis*. Während letztere konstant makropter auftrat (>95 %) – aber nie fliegend nachgewiesen wurde – stieg bei *Pt. anthracinus* der Anteil in einem wintertrockenen Pappelgehölz nach dem Hochwasserereignis deutlich an (19 % auf 47 %), um im Herbst wieder zurückzugehen (30 %). In einem im Winter überstauten Auwald waren gleichgerichtete Änderungen zu beobachten, der Anteil lag aber generell höher (>90 %). Die Autoren gehen deshalb davon aus, dass die Imagines die winterliche Überstauung nicht überstehen und erst im Frühjahr aus Refugialbiotopen neu einfliegen (hoher Anteil makropter, zahlreiche Flugnachweise). Dies belegt sehr eindrücklich, dass auch nah ver-

wandte Arten mit anderen Strategien auf instabile Lebensräume reagieren können, was sich in unterschiedlichen Verteilungen der Flügellänge ausdrückt.

Ähnliche Auswirkungen lassen sich für die Folgen des Jahrhunderthochwassers an der Elbe im August 2002 annehmen, welches meine Untersuchungen in Lenzen jäh beendete. So wurden nach Ablauf der Fluten im Oktober die Fallen noch einmal geöffnet, um etwaige Auswirkungen zu dokumentieren. Bezeichnenderweise wurde während dieser Woche kein einziger Laufkäfer gefangen! Anscheinend benötigt die Wiederbesiedlung der überstauten Flächen durch Imagines einen längeren Zeitraum, besonders angesichts des Ausmaßes des Hochwassers. Hierbei dürften flugfähige, also langflügelige Morphen klar begünstigt sein, wenn nicht im näheren Umfeld geeignete Refugialräume³⁷, z. B. Wälder oder Deiche, vorhanden sind. Insofern kann es nicht überraschen, wenn Wasserstandsschwankungen die Effekte der Nutzung z. T. überlagern.

Schliemann (2007) untersuchte auf unterschiedlich genutzten Küstenüberflutungsmooren an der Ostsee ebenfalls die Ausbildung der Flügellänge und ermittelte sehr große Schwankungen in den Anteilen: z. B. bei *C. fossor* von 0-100 %, bei *Pt. strenuus* 29-87 % oder *B. guttula* 5-100 %. Dies lässt sich auf die von großflächigen Überschwemmungen betroffenen Küstenlebensräumen zurückführen. In seiner Zusammenstellung (ebd., Tab. 22) finden sich auch zwei Laufkäfer (*Car. granulatus*, *B. gilvipes*), die auf genutzten Flächen (Salz- / Süßweiden) einen höheren Anteil langflügeliger Tiere aufweisen. Bei der Mehrzahl der Arten lässt sich dieser Zusammenhang nicht belegen.

Auf die Tatsache, dass in jungen bzw. neu begründeten Populationen dimorpher Arten ein hoher Anteil langflügeliger Tiere (bis 100 %) auftritt, wiesen schon Aukema (1995) und Meijer (1974) hin. Selbst bei dem normalerweise nur in sehr geringem Umfang flugfähigen *Pt. melanarius* ließ sich ein solcher Unterschied zwischen jungen und alten Populationen belegen Aukema et al. (1996). In diesem Zusammenhang ist es bemerkenswert, dass in der Bruchtaue von 885 Individuen dieser Art, die einzigen makropteren Tiere (n=4) auf den Schweineweiden auftraten und das nur im 2. und 3. Jahr der Untersuchung.³⁸ Für insgesamt acht weitere Arten wurden ein ähnlicher Befund bzgl. des exklusiven Auftretens langflügeliger Morphe auf den Schweineweiden festgestellt (z. B. Abb. 62b).

Dies kann als deutlicher Hinweis dafür angesehen werden, dass die von der Schweinebeweidung induzierten Störungsmuster selbst in dem vergleichsweise kurzen betrachteten Zeitfenster von drei Jahren erhebliche Auswirkungen auf die Ausgestaltung der Flügelmorphen – hin zu einem größeren Anteil an flugfähigen Individuen – nehmen kann.

Grundsätzlich folgt die Vererbung des Merkmals Flügellänge den Mendel'schen Gesetzen mit der Dominanz der Kurzflügeligkeit: Dies erkannte schon Lindroth (1946) anhand von *Pt.*

³⁷ Zu berücksichtigen sind ferner die vielfältigen Anpassungen von Laufkäfern (Imagines + Larven) an Überflutungsgeschehen, um ein Überleben in Auen zu ermöglichen (u.a. Siepe 1994).

³⁸ In der Bruchtaue wurden die Schweineweiden schon ein Jahr früher eingerichtet, d. h. im 3. bzw. 4. Jahr der Beweidung.

anthracinus. Allerdings machten erst die umfangreichen Studien an verschiedenen *Calathus*-Arten von Aukema (1995) deutlich, dass bei manchen Laufkäfer-Arten die Realisierung des Genotyps unter dem Einfluss von Umweltvariablen (z. B. Temperatur, Ernährungssituation) steht. Er unterscheidet das rein genetisch „fixierte System“ (z. B. *Cal. cinctus*) und das unter Umwelteinfluss stehende „dynamische System“ (z. B. *Cal. melanocephalus*). Diese Unterschiede erschweren die Interpretation der gefundenen Muster:

- Zum einen ist nicht klar, welchem Vererbungs- bzw. Expressionstyp die betrachteten Arten zuzurechnen sind („fixiertes oder dynamisches System“).
- Zum anderen kann nicht beurteilt werden, ob die zur Expression des möglicherweise langflügeligen Genotyps erforderlichen Umweltbedingungen vorlagen (Arten mit „dynamischen System“). Anders gesagt, möglicherweise sind einige der brachypteren Tiere in Wahrheit homozygot langflügelig, eine Realisierung scheiterte aber an ungünstigen Umweltbedingungen.

Dies ist sehr wahrscheinlich für die – auch bei evolutiv nahestehenden Arten – beobachteten sehr unterschiedlichen Anteile der makropteren Individuen verantwortlich (vgl. Abb. 61). Die z.T. höhere Aktivität langgeflügelter Tiere auf den Schweineweiden wäre demnach entweder eine Folge der höheren Störungsintensität oder der für bestimmte Arten besseren Lebensbedingungen. Dies würde auch erklären, warum einzelne Arten in verschiedenen UG nicht gleichverlaufende Reaktionen hinsichtlich dieses Merkmals zeigen (Abb. 62).

Interessanterweise bestehen zwischen beiden genetischen Typen auch Unterschiede in der Reproduktionsleistung – sie ist beim „dynamischen System“ größer. Außerdem ermittelte Aukema (1995) Differenzen bzgl. der Geschlechter – der Anteil langflügeliger Tiere ist bei den Weibchen höher. Der Autor misst diesen Befunden auch eine evolutionsbiologische Bedeutung zu. Demnach werden beide Flügelmorphen im „dynamischen System“ länger erhalten; im „fixierten System“ würde unter stabilen Umweltbedingungen die langflügelige Form relativ schnell verschwinden (hierzu auch den Boer 1970). Der Verlust von langflügeligen Tieren aus der Population durch Emigration kann jedoch ein Stück weit durch die größere Reproduktionsleistung der Weibchen (s.o.) kompensiert werden. Demgegenüber bietet das „fixierte System“ bessere Chancen kurzfristig neue Habitate zu besiedeln. Aukema (1995) bezeichnet es deshalb als opportunistische „*between sites strategy*“, während das „dynamische System“ eher eine langfristige „*within sites strategy*“ darstellt.

6. Die Schweineweide als „modernes“ Element der Kulturlandschaft

Der letzte Teil der Arbeit befasst sich mit der Frage, welche Bedeutung der extensiven Schweinefreilandhaltung – als einer in dieser Form neuartigen Nutzungsform – auf Ebene der Landschaft für die Laufkäferbesiedlung zukommt. Welche Arten können die Flächen überhaupt nutzen? Welche Wechselbeziehungen bestehen mit angrenzenden Biotopen? Bestehen mehr Ähnlichkeiten mit Extensivgrünland oder Äckern?

Weiterhin soll der Frage nachgegangen werden, ob die Wühlstellen der Schweine eigenständige Taxozönosen aufweisen. Abschließen wird die Arbeit mit einer normativen Bewertung der extensiven Schweinefreilandhaltung als Managementmaßnahme der Landschaftspflege. Hierzu werden neben gebräuchlichen Parametern wie dem Rote-Liste-Status auch bspw. die individuelle Fitness ausgewählter Arten betrachtet.

6.1 Methoden

Alle Untersuchungen für diesen letzten Teil der Arbeit beschränkten sich auf die beiden Standorte bei Bellersen im Weserbergland (NRW): Bruchtaue und Schmandberg. Sie wurden im Wesentlichen in 2001 sowie ergänzend 2002 und 2004 durchgeführt.

6.1.1 Laufkäfererfassung

Transekte

Zur Erfassung des Artenspektrums der Umgebung wurde entlang eines Transektes in den angrenzenden, für den Landschaftsraum charakteristischen Biototypen Fallenreihen mit fünf Bodenfallen nach Barber (1931) aufgestellt (vgl. Beschreibung in Kap. 4). Die Erfassung erfolgte i.d.R. zeitgleich mit der Beprobung der Schweineweiden bzw. der Referenzflächen. Da die Versuchsbedingungen hier schwieriger zu kontrollieren waren, kam es häufiger zu Fallenverlusten (Überstauung, Ackerbearbeitung etc.).

Zusätzlich wurden die Daten der Schweineweiden bzw. der Referenzbrachen berücksichtigt, wobei jeweils die Fallenfänge des Jahres 2001 von fünf zufällig ausgewählten Barberfallen für die weitere Auswertung verwendet wurden. Ebenfalls flossen die Fangergebnisse einiger Richtungsfallen (s. Kap. 6.3) in die Auswertung ein. Auch wenn aufgrund der anderen Fallengröße ein direkter quantitativer Vergleich mit den Barberfallen erschwert ist, können die relativen Häufigkeiten Berücksichtigung finden.

In der folgenden Tabelle sind alle auf diese Weise untersuchten Biototypen aufgeführt sowie die im Rahmen der regulären Erfassung berücksichtigten Teilflächen ergänzt. Die Lage der entsprechenden Probeflächen ist den Abb. 63 und Abb. 64 zu entnehmen.

Tab. 22: Untersuchungsprogramm zur Erfassung der Laufkäfer im Umfeld der Schweineweiden (kursiv sind die für die Auswertung berücksichtigten Daten der regulären Erfassung dargestellt).

Standort	Biotoptyp (Abk.) - Boden-feuchte	Nutzung	Fallentyp	Fallenzahl	Fallentage
Bruchtaue	Feuchtgrünland und Weidenge- büsch (Su) – nass bis sumpfig	Beweidung bzw. keine	Barber	5	2001: 150 2002: 120
	Ufergehölzsaum (Pappelreihe) (Uf) – nass	keine	Richtung	4	2001: 390
	<i>Brache (Br) – feucht bis nass</i>	<i>keine</i>	<i>Barber</i>	<i>5</i>	<i>2001: 210 2002: 180</i>
	<i>Schweineweide (PE) – feucht bis nass</i>	<i>Beweidung</i>	<i>Barber</i>	<i>5</i>	<i>2001: 210 2002: 180</i>
	Wegsaum (Ws) – frisch	keine	Richtung	4	2001: 390
	Hecke (He) – frisch	keine	Barber	5	2001: 180 2002: 180
	Acker (Ac) – frisch	Getreide	Barber	5	2001: 150 2002: 150
Schmandberg	Hecke (He) – frisch	keine	Barber	5	2001: 200 2002: 150
	Wegsaum (Weg) – frisch	keine	Richtung	4	2001: 320
	<i>Schweineweide (PFr) – trocken</i>	<i>Beweidung</i>	<i>Barber</i>	<i>5</i>	<i>2001: 275 2002: 175</i>
	<i>Schweineweide (PHe) – trocken</i>	<i>Beweidung</i>	<i>Barber</i>	<i>5</i>	<i>2001: 300 2002: 175</i>
	<i>Brache (Br) – trocken</i>	keine	<i>Barber</i>	<i>5</i>	<i>2001: 290 2002: 175</i>
	Wildacker (Ac) – <i>trocken</i>	extensiver Acker	Barber	5	2001: 235 2002: 175
	Kiefernwald (Kw) – <i>trocken</i>	keine	Barber	5	2001: 200 2002: 100

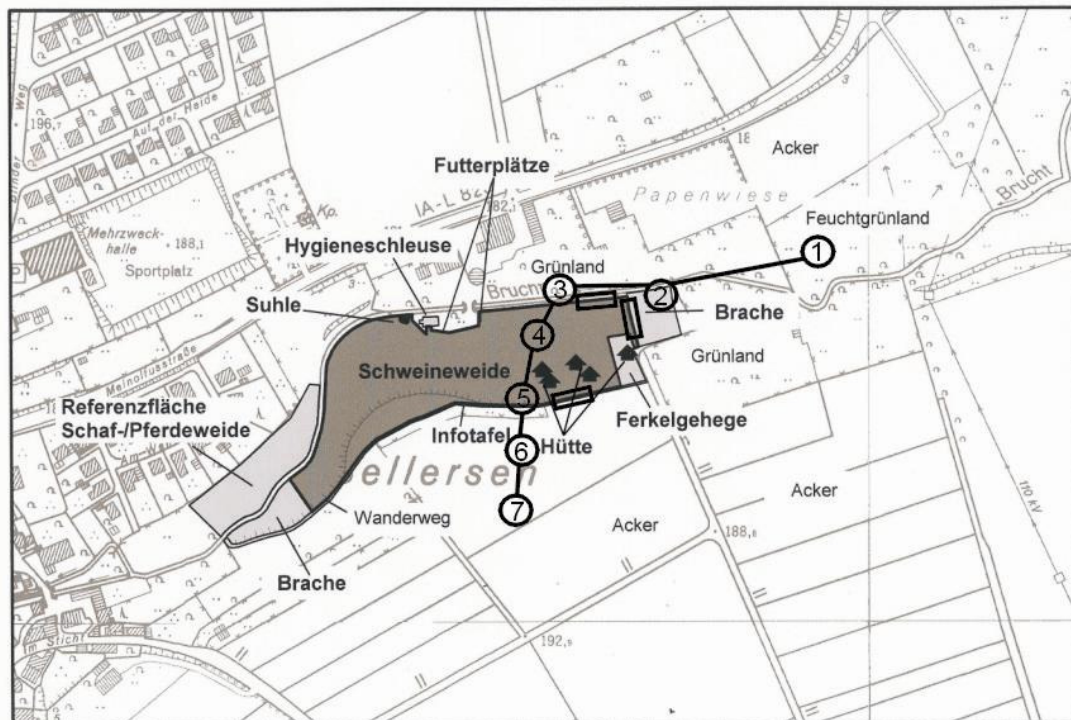


Abb. 63: Lage des Fallentransektes (1-7) sowie der Richtungsfallen (schwarze Rechtecke, jeweils 4 Stk.) am Standort Bruchtaue (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert).

Abk.: 1 = Feuchtgrünland, 2 = Referenzbrache, 3 = Ufergehölzsaum, 4 = Schweineweide (PE), 5 = Wegsaum, 6 = Hecke, 7 = Acker, intensiv.

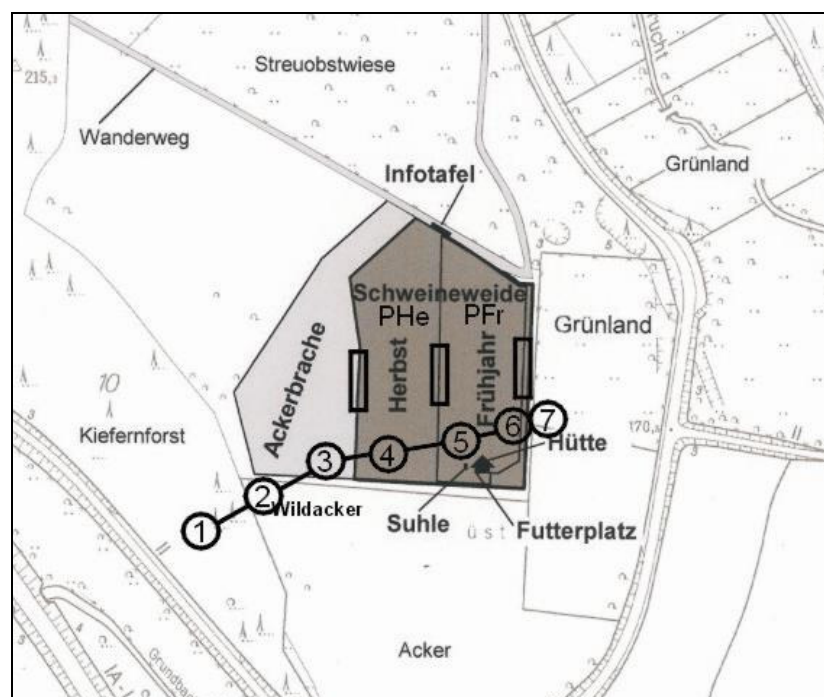


Abb. 64: Lage des Fallentransektes (1-7) sowie der Richtungsfallen (schwarze Rechtecke, jeweils 4 Stk.) am Standort Schmandberg (aus Beinlich & Poschlod 2005, verändert).

Abk.: 1 = Kiefernforst, 2 = Wildacker, 3 = Referenzbrache, 4 = Herbst-Schweineweide, 5 = Frühjahrs-Schweineweide, 6 = Wegsaum, 7 = Hecke.

Richtungsfallen

Barrieren bzw. so genannte Richtungsfallen dienen dem Nachweis von Austauschbeziehungen oder saisonaler Wanderungsbewegungen epigäischer Arthropoden über Biotopgrenzen hinweg. Die im Rahmen dieser Untersuchung eingesetzte Variante orientiert sich am Modell von Duelli et al. (1990b). Die Fallen bestanden aus zwei Rinnen mit einer Länge von 56 cm und Breite von je 7 cm (**Fehler! Verweisquelle konnte nicht gefunden werden.**). Sie waren mit einer transparenten Kunststoffabdeckung als Regenschutz überdacht. Zur Steigerung der Fangeffizienz sowie zur besseren Ermittlung der Anwanderrichtung wurden in der Verlängerung der Fangrinnen Barrieren mit einer Länge von 50 cm angebracht. Sie bestanden aus handelsüblicher Rasenkante (grüner Kunststoff, Höhe 14 cm), die einige Zentimeter in den Boden eingegraben wurde.

An beiden untersuchten Standorten Bruchtaue und Schmandberg wurden entlang von drei Biotopgrenzen (vgl. Abb. 63, Abb. 64) jeweils vier beidseitig fängige Richtungsfallen – also insgesamt 12 – eingesetzt. Die Fangdauer betrug i.d.R. 14 Tage und erstreckte sich über die Zeiträume höchster Laufkäfer-Aktivität im Frühjahr-Frühsummer und Spätsommer-Herbst. Die Fangdauer im Einzelnen ist der folgenden Tabelle zu entnehmen.

Tab. 23: Lage und Fangdauer der Richtungsfallen an beiden Standorten in Bellersen (NRW).

Standort	Bruchtaue			Schmandberg		
Biotopgrenze	Ufer – Pig	Brache – Pig	Acker (Weg) – Pig	Hecke (Weg) – PigFrüh	PigFrüh – PigHerbst	PigHerbst – Brache
Fallentage	780	696	780	642	656	656
Gesamtdauer	2.256			1.954		

Aufgrund der längeren Expositionszeit der einzelnen Fallen und der größeren Oberfläche erwies sich gesättigte Kochsalzlösung als ungeeignet, die größere Verdunstungsrate führte bei Testversuchen zum Austrocknen. Deswegen wurde im Folgenden mit Ethylenglykol (inkl. Entspannungsmittel) gearbeitet.

Wühlstellen

Als Wühlstellen im Sinne dieser Fragestellung werden nur räumlich diskret abgrenzbare Störungs-*Patches* bezeichnet, die sich durch eine vegetationslose Sohle (im Folgenden als Senke bezeichnet) und einen aufgeschobenen oder „umgeklappten“ Randwall auszeichnen (s. auch Poschlod & Ittel 2005). Großflächig vegetationslose Bereiche im Umfeld so genannter „Kernorte“ (Flegler et al. 2005), also der Hütten oder des Fressstands, werden hier nicht betrachtet.

Für die Untersuchung der Schweinewühlstellen mussten aufgrund ihrer zumeist nur geringen Ausdehnungen von <0,5 m² spezielle „Mikro-Barberfallen“ Verwendung finden. In diesem Fall waren es handelsübliche Rollrand-Gläser (= Schnappdeckelgläser) mit einem Durchmesser von 20 mm. Als Fangflüssigkeit diente gesättigte Kochsalzlösung mit etwas Ent-

spannungsmittel. Die Fängigkeit auch solch kleiner Fallen ist in anderen Laufkäfer-Spezialuntersuchungen bereits mehrfach unter Beweis gestellt worden (z.B. Bonn & Kleinwächter 1999; Joger 1995; Meißner 1998).

Über die einzelnen Wühlstellen wurde ein Raster von jeweils 3 * 2 Mikrofallen gelegt, wobei jeweils zwei Fallen in der Senke, zwei auf dem Randwall und zwei im „normalen“ Grünland in ca. 0,5 m Entfernung, angeordnet wurden. Pro Beprobungszyklus wurden zwischen 6 und 14 Wühlstellen untersucht (je nach Verfügbarkeit und Abgrenzbarkeit), die aufgrund der größeren Störungsanfälligkeit für ca. drei Tage exponiert wurden. Gleichwohl wurden nur Wühlstellen in kurz zuvor abgeäunten Bereichen untersucht, um keine Verluste zu erleiden und die Tiergesundheit nicht zu gefährden.

Da phänologische Unterschiede nicht im Zentrum dieser Fragestellung standen, erfolgten die Erhebungen zum Zeitpunkt der höchsten Laufkäferaktivität im Mai/Juni der Jahre 2001, 2002 sowie 2004. Insgesamt wurden in der **Bruchtaue** an 576 Fallentagen (2001: 70*3 Tage, 2002: 48*3, 42*3, 48*2) und am **Schmandberg** an 696 Fallentagen (2001: 82*3 Tage, 2002: 34*3, 34*3; 2004: 82*3) gefangen. Während am erstgenannten Standort die Fangdauer aller drei verglichenen Mikrohabitate übereinstimmte, kam es am Schmandberg zu Unterschieden. Die Fangergebnisse wurden auf 100 Fallentage standardisiert, um eine Vergleichbarkeit untereinander bzw. ggf. zwischen den Standorten zu erzielen.

6.1.2 Auswertung und Datenanalyse

Transekte

Für die weitere Auswertung wurden die Daten der verschiedenen Erfassungsprogramme zusammengefasst und auf 100 Fallentage standardisiert. Für jede Art wurde im Anschluss die Aktivitätsdominanz entlang des Transektes bestimmt, um Präferenzen bzw. den Grad der Spezialisierung hinsichtlich der Lebensraumanprüche darzustellen (s.u., Stichwort „wertbestimmende Arten“). Als Verbreitungsschwerpunkt wurden Aktivitätsdominanzen in einem Biotoptyp von > 50 % – bei deutlichen Unterschieden in Ausnahmen > 40 % – gewertet.

Artenbezogene räumliche Vergleiche

Die Fänge einzelner Richtungsfallen wurden entsprechend dem Vorgehen bei den Barberfallen zu Gesamtjahresfängen aggregiert (vgl. Kap. 4). Für spezielle Fragestellungen – etwa zu phänologischen Unterschieden – wurden auch die einzelnen Fangdurchgänge verwendet. Bei den Wühlstellen wurden die paarweise angeordneten Mikrofallen jeweils zu einer Probe zusammengefasst.

Clusteranalyse

Ziel von Clusteranalysen ist es, in einem mehrdimensionalen Datensatz die Ähnlichkeit bzw. Unähnlichkeit zwischen den einzelnen Probestellen graphisch darzustellen (Lozan & Kausch 1998). Dies geschieht in der Regel in Form eines Dendrogrammes. Die hier verwendete

hierarchische Clusteranalyse vollzieht die Trennung der Cluster auf der Basis der Quantifizierung sukzessive untergeordneter Ähnlichkeitsniveaus.

Wesentlichen Einfluss auf das Ergebnis haben die Auswahl der Ähnlichkeits- bzw. Distanzfunktion (z. B. Euklidische Distanz) sowie der Algorithmus der Clusterung. Im vorliegenden Fall fanden das Average-Linkage-Verfahren sowie als Distanzmaß der Chi²-Wert Verwendung.

Wertbestimmende Arten

Für die Einstufung des Gefährdungsgrads fanden folgende Rote Listen Verwendung: Deutschland – Trautner et al. (1997), Baden-Württemberg – Trautner et al. (2005), Brandenburg – Scheffler et al. (1999) und NRW – Schüle & Terlutter (1998). Ergänzend wurden als wertbestimmende Parameter die Stenökie der einzelnen Arten sowie gesamteuropäische Bestandsentwicklungstrends hinzugezogen (Turin 2000). Von den bei ihm verwendeten zehn Klassen zur Einstufung des Stenökie-Grades wurden hier die Stufen 1 bis 3 als „stenök“, der Rest als „euryök“ i.w.S. bezeichnet.

Allgemeine, der Literatur entnommene Angaben zur Ökologie können nicht die z. T. beträchtliche regionale Variabilität einzelner Arten berücksichtigen. Aus diesem Grund wurde die Chance genutzt, mit Hilfe der Daten der Transekte in Bellersen die allgemeinen Angaben durch eine „Regionale Stenotopie“ (S_r) zu ergänzen (vgl. Kap. 6.3). Dies erfolgte für alle stetig auftretenden Arten (>2 Untersuchungsjahre bzw. >5 Individuen). Neben den Biotoppräferenzen der einzelnen Arten im Transekt (D_a) wurde auch ihre relative Häufigkeit im entsprechenden Lebensraum (D_h) berücksichtigt. Der Stenotopiewert errechnet sich nach der Formel $S_r = (D_a + D_h)/2$.

Als regional stenotop gelten in dieser Arbeit Arten mit $S_r > 40$, bei $S_r > 30$ kann von einer deutlichen Präferenz für den entsprechenden Biotop ausgegangen werden.

Individuelle Fitness

Ein geeignetes Merkmal zur Fitness-Ermittlung stellt die Biomasse der Käferindividuen dar (Büchs 2001). Der hohe Aufwand, der mit der individuellen Biomasse-Bestimmung einhergeht, machte eine Auswahl besonders charakteristischer Arten, die zudem noch in ausreichender Zahl vorliegen sollten, erforderlich. Im vorliegenden Fall wurden zum einen der Große Bombardierkäfer (*Brachinus crepitans*) – als Charakterart der Kalkmagerrasen des Weserberglands (Holste 1974) – sowie zum anderen der Goldlaufkäfer (*Carabus auratus*) – als typische Offenlandsart schwerer Böden, zu der bereits umfangreiche Untersuchungen vorliegen (Büchs et al. 1999) – ausgewählt.

Die Tiere aus Alkoholmaterial (70 %) wurden 24 h bei 60 °C getrocknet und anschließend einzeln auf einer Präzisionswaage (Typ Sartorius H-51 D) auf 0,001 g genau gewogen. Zudem wurde das Geschlecht bestimmt. Nicht vollständig intakte Tiere, z. B. solche mit fehlenden Extremitäten, wurden nicht berücksichtigt.

6.1.3 Methodendiskussion

Für die an dieser Stelle zum Einsatz gekommenen Richtung- bzw. Mikrofallen gelten prinzipiell die gleichen Kritikpunkte wie für Barberfallen. Diese sind ausführlich im Kap. 4.1.4 dargelegt. Für den Vergleich der Transekt-Fangdaten ist zu berücksichtigen, dass unterschiedliche Fangflüssigkeiten in den Boden- und Richtungsfallen zum Einsatz kamen. Dies kann Auswirkungen auf die Fängigkeit und die Artenzusammensetzung haben (vgl. Kap. 4.1.4, z. B. Luff 1986).

Aufgrund der frappierenden strukturellen Unterschiede der Teilkompartimente der Wühlstellen bzw. des Raumwiderstands bei gleichzeitig geringer Flächengröße ist bei den Mikrofallen mit entsprechend höherer Fehlerquelle bei laufaktiven Arten zu rechnen. Gleichzeitig ist zu vermuten, dass die geringe Öffnungsweite der Fallen von 20 mm den Fang sehr großer Arten negativ beeinträchtigt. Allerdings wurden auch *Carabus*-Individuen gefangen sowie mehrere *Car. granulatus* in einer Falle, so dass nicht von einer deutlichen Verschiebung im Artenspektrum ausgegangen wird.

Die Kombination aus Bodenfallen und Barrieren, wie die hier verwendeten Richtungsfallen ist in der carabidologischen Forschung bereits gut erprobt, die genaue Bauart ist aber variabel (vgl. Kielhorn 2004). Die Länge der lenkenden Barriere bestimmt demnach den Fangerfolg. Bei 0,9 m steigt er um den Faktor 2 bis 2,5 (Durkis & Reeves 1982). Duelli et al. (1989) konnten zeigen, dass bereits eine Falle mit einer Länge von 1,5 m ausreicht, um eine verlässliche Richtungsangabe bei Laufkäfern zu erzielen. An diesen Vorgaben orientierte sich auch mein Versuchsaufbau.

Will man über allgemeine Häufigkeitsangaben hinaus detailliertere Ergebnisse zur Raumnutzung einzelner Arten erhalten, so ist eine Individualmarkierung und der Einsatz von Lebendfallen unumgänglich. Hierzu liegen auch einige Erfahrungen vor (Glück & Kreisel 1988; Knaust 1986; 1987; vom Hofe & Gerstmeier 1997). In Vorversuchen im Jahr 1999 wurden keine erfolgversprechenden Wiederfangraten auf den Schweineweiden erzielt (<5 %). Insgesamt wäre ein solcher Ansatz zeitlich nicht zu bewältigen gewesen.

Bei der Biomasse-Bestimmung ist von einer gewissen Messungenauigkeit auszugehen, die aber nicht als erheblich eingestuft wird. Bedeutsamer erscheint die Tatsache, dass bei den Weibchen das Körpergewicht in Abhängigkeit von der erfolgten Reproduktionsleistung (vor oder nach der Eiablage) bzw. des -zustands (Reifungsstadium der Eier) stärkeren Schwankungen unterworfen sein kann. Müller & Kaschuba (1986) fanden bei der Frühjahrsart *Pt. oblongopunctatus* drei deutliche Perioden mit Gewichtsmaxima, bei Herbstarten ist von zwei auszugehen (ebd.). Da die Auswertung getrennt für beide Geschlechter erfolgte und die Proben zeitgleich von benachbarten *Plots* stammen, wird trotz dieser Einschränkungen von einer guten Vergleichbarkeit ausgegangen.

6.2 Transekte

6.2.1 Bruchtaue

Transekt

Insgesamt wurden 2.742 Laufkäfer aus 78 Arten auf dem Transekt durch die Bruchtaue nachgewiesen. Die höchste Vielfalt besitzen Ufergehölzsaum, Brache und extensiv genutzte Schweineweide mit ca. 50 Arten. Auf letzterer wurde ebenfalls die höchste Aktivitätsdichte festgestellt; weitere Biotoptypen mit hoher Laufkäferaktivität waren Acker und Ufergehölzsaum.

Es zeigen sich erhebliche Unterschiede in der Besiedlung der verschiedenen Biotope durch die einzelnen Arten. So treten mit *Nebria brevicollis*, *Pterostichus vernalis*, *Clivina fossor* und *Pterostichus melanarius* nur vier Arten auf allen Flächen auf. Zusammen mit *Bembidion tetracolum* und *Pterostichus strenuus* stellen sie die sechs häufigsten Arten mit einer Gesamtaktivität von ca. 55 %.

Die Mehrzahl besitzt deutliche Präferenzen für einen (seltener mehrere) Biotoptyp(en). So sind feuchtigkeitsliebende Arten vermehrt in der Aue anzutreffen (*Pt. nigrita*, *Pt. niger* etc.), wobei die anspruchsvolleren Arten auf **Sumpf** (z. B. *Chlaenius nigricornis*, *Oodes helopoides*) oder **Brache** (z. B. *B. biguttatum*, *C. collaris*) konzentriert sind. Der **Ufergehölzsaum** zeichnet sich durch das Vorkommen zahlreicher, z.T. stenöker Waldarten aus, die sonst im Gebiet nicht auftreten (z. B. *Abax ovalis*, *Pt. oblongopunctatus*, *Pt. burmeisteri*). Charakteristische Uferbewohner naturnaher Mittelgebirgsbäche fehlen weitgehend, sie treten überwiegend auf der **Schweineweide** auf (*Bembidion* spp., *Dyschirius aeneus*), wo sie neben einigen anspruchslosen Offenlandsarten (z. B. *Car. granulatus*, *Ag. muelleri*, *Asaphidion flavipes*) ihren Verbreitungsschwerpunkt besitzen.

Die **Wegböschung** zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit dem Ufergehölzsaum (ohne jedoch typische Waldbewohner zu beherbergen). Ihren Schwerpunkt haben hier *Amara aenea* oder *Badister bullatus*. Als typische **Ackerarten** bestätigen sich *Pt. melanarius*, *Harpalus affinis*, *Anchomenus dorsalis* und *B. lampros*. Eine kleine Gruppe von Carabiden tritt gleichermaßen häufig auf dem Acker, der Schweineweide und im Ufersaum auf: hierzu zählen u.a. *B. tetracolum*, *B. properans* und *Loricera pilicornis*. Keinerlei Präferenzen waren bei insgesamt zehn Arten festzustellen, darunter *A. plebeja*, *H. latus*, *Poecilus cupreus* und *P. versicolor* – die allesamt als euryöke Offenlandsbewohner gelten.

Tab. 24: Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Bruchtaue (vgl. Abb. 63, Abk. s. Tab. 22). Arten mit Einzelvorkommen (< 3 Individuen) kursiv (s. auch Abb. im Anhang).

Art	Aue				Hang			Öko
	Sumpf	Ufer	Brache	PE	Weg	Hecke	Acker	
<i>Chlaenius nigricornis</i>	100							sUV
<i>Stenolophus teutonus</i>	100							eOF
<i>Agonum afrum</i>	94,2		2,3	4,6				eF

Art	Aue				Hang			Öko
	Sumpf	Ufer	Brache	PE	Weg	Hecke	Acker	
<i>Oodes helopioides</i>	74,3		14,7	11				sUV
<i>Agonum viduum</i>	69,8		15,8	15,8				sOF
<i>Agonum fuliginosum</i>	59,1	13,6	27,3					eWF
<i>Pterostichus nigrita</i>	50,5	2,9	2,9	43,7				eOF
<i>Ophonus rufibarbis</i>		100						ub
<i>Pt. burmeisteri</i>		100						eW
<i>Pt. oblongopunctatus</i>		100						eW
<i>Bembidion obtusum</i>		100						eO
<i>Calathus fuscipes</i>		100						eOT
<i>Harpalus tardus</i>		100						eOT
<i>Molops piceus</i>		100						eW
<i>Ophonus nitidulus</i>		100						?
<i>Trichotichnus laevicollis</i>		100						eW
<i>Calathus rotundicollis</i>		100						eWF
<i>Nebria brevicollis</i>	3,0	82,9	0,8	6,4	3,1	0,6	3,3	eW
<i>Calathus melanocephalus</i>		80,0		20,0				eOT
<i>Platynus assimilis</i>		76,2	0,9	20,4			2,4	eWF
<i>Badister lacertosus</i>		71,4			28,6			eWF
<i>Notiophilus biguttatus</i>		64,2					35,8	eW
<i>Abax ovalis</i>		63,2	5,3	10,5	21,1			sW
<i>Pterostichus strenuus</i>	2,5	56,5	11,1	10,1	17,1	2,8		eF
<i>Stomis pumicatus</i>		41,7	11,9	8,9	29,8		7,7	eO
<i>Bemb. mannerheimii</i>			100					eWF
<i>Cychrus caraboides</i>			100					eW
<i>Epaphius secalis</i>			83,8					eF
<i>Bembidion guttula</i>			83,3	16,7				eOF
<i>Bembidion biguttatum</i>			81,8	18,2				eOF
<i>Clivina collaris</i>	6,0		77,3	16,7				eOF
<i>Patrobus atrofusus</i>		8,4	65,1	21			5,5	eWF
<i>Dyschirius globosus</i>	14,8	6,8	44,3	34,1				ub
<i>Bembidion lunulatum</i>				100				eUV
<i>Amara ovata</i>				100				eO
<i>Dyschirius luedersi</i>				100				sUV
<i>Bembidion dentellum</i>				100				eUV
<i>Bemb. semipunctatum</i>				100				eUV
<i>Bembidion varium</i>				100				sUV
<i>Dyschirius aeneus</i>			14,3	85,7				sUV
<i>Agonum sexpunctatum</i>			8,3	83,3	8,3			eO
<i>Bemb. 4-maculatum</i>			16,7	83,3				eO
<i>Pterostichus niger</i>	3,1	2,2	16,1	78,6				eW
<i>Blemus discus</i>			25,0	75,0				eOF
<i>Asaphidion flavipes</i>		7,0	0,9	65,6		3,8	22,7	eO
<i>Agonum muelleri</i>		6,1	0,5	62,3		2,2	29	eO
<i>Amara lunicollis</i>			26,7	60,0	13,3			ub
<i>Carabus granulatus</i>	9,4	12,9		58,3	19,4			eF
<i>Clivina fossor</i>	1,4	2,9	22,8	53,7	1,9	3,1	14,2	eOF
<i>Pterostichus vernalis</i>	11,6	18,7	6,4	46,8	12,7	2,9	0,9	eOF
<i>Amara convexior</i>				20,0	80,0			eOT

Art	Aue				Hang			Öko
	Sumpf	Ufer	Brache	PE	Weg	Hecke	Acker	
<i>Badister bullatus</i>		33,3			66,7			eO
<i>Leistus ferrugineus</i>		22,2	11,1		66,7			eWT
<i>Amara aenea</i>		40,0			60,0			eOT
<i>Notiophilus palustris</i>	4,3	23,7			59,2	12,8		eWF
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	19,4		6,7	20,1	53,7			eUV
<i>Amara communis</i>		9,1	15,9	16,7	51,5	4,9	2,0	eO
<i>Badister sodalis</i>						100		eF
<i>Bembidion lampros</i>		6,0	0,8	9,1		1,6	82,5	eO
<i>Amara similata</i>		4,9		9,8	4,9	10,6	69,9	eO
<i>Harpalus affinis</i>					10,3	22,4	67,2	eOT
<i>Anchomenus dorsalis</i>		15,6	1,6	9,4	6,3	10,2	57	eO
<i>Amara plebeja</i>			6,3	18,8	12,5	13,6	48,9	eO
<i>Pt. melanarius</i>	0,5	4,9	13,7	24,1	3,2	7,9	45,7	eO
<i>Loricera pilicornis</i>	5,5	15,3	9,6	21	3,8		44,8	eOF
<i>Bembidion properans</i>		14,9	3,2	29,7	8,5	2,3	41,4	eO
<i>Bemb. tetracolum</i>		27,3	1,8	37,9	3,6	0,6	28,8	eOF
<i>Anisodactylus binotatus</i>		27,2	8,2	38	5,4		21,2	eOF
<i>Amara aulica</i>	35,9	24,8		12,4		26,9		eO
<i>Pt. anthracinus</i>	11,2	21,6	29,4	30,1		1,7	6,0	eWF
<i>Harpalus latus</i>		41,7	1,2	4,9	44,2	8,0		ub
<i>Pseudooophonus rufipes</i>		24,4	2,0	8,1	28,5		37	eOT
<i>Poecilus versicolor</i>		12,5	8,5	39,7	25	9,8	4,4	eO
<i>Trechus quadristriatus</i>		20,3	10,2	10,2	13,1	14,2	32,1	eO
<i>Carabus nemoralis</i>		14,0		24,5	28	15,2	18,2	eW
<i>Amara familiaris</i>			6,4	6,4	25,8	27,9	33,5	eO
<i>Poecilus cupreus</i>			4,1	39,7	2,0	19,8	34,4	eO
<i>Leistus terminatus</i>			32,4		32,4	35,1		eWF
Individuen / 100 Fallentage	37,0	168,2	95,3	205,6	64,1	31,9	149,3	
Artenzahl	22	49	47	53	34	27	27	

Artenpool

Unter Berücksichtigung der regulären Erfassung (Kap. 4) sowie der Richtungsfallen (Kap. 6.3.1) besteht der mit Bodenfallen zu erhebende Artenpool des betrachteten Landschaftsraums aus 92 Arten. Hierbei sind Arten mit spezieller Biologie, z. B. arboricole Laufkäfer der Gattung *Dromius*, oder spezieller Lebensräume, z. B. ripicole Bachbewohner³⁹, nicht berücksichtigt. Mit einem Auftreten dieser Arten auf den Grünlandflächen des UG war zu keinem Zeitpunkt zu rechnen. Zieht man hiervon alle nur sporadisch, d. h. als Einzeltiere aufgetretene, Arten ab, bei denen nicht von einem autochthonen Vorkommen ausgegangen werden kann, so verbleiben 75 Carabidenarten, für die der Standort geeignete Bedingungen bietet.

³⁹ An der Brucht treten z. B. regelmäßig *Paranchus albipes*, *B. tibiale* und *B. monticola* auf (eigene Daten sowie Müller et al. 1990).

Gut 70 % dieses Artenpools kommt regelmäßig – also mit mehr als Einzelindividuen – auf der Schweineweide vor; weitere 12 Arten treten sporadisch dort auf. Die Mehrzahl der Laufkäfer des regionalen Artenpools, die keine geeigneten Lebensbedingungen auf der Schweineweide finden, sind Waldbewohner, wie *Trichotichnus laevis*, *Calathus rotundicollis*, *Pt. burmeisteri* und *Pt. oblongopunctatus*, und demnach auf der gehölzfreien Fläche nicht zu erwarten. Einen Schwerpunkt im Ufergehölzsaum und auf der Brache zeigen *Bad. lacertosus* und *Cychrus caraboides*, die ebenfalls zu den Waldarten zu zählen sind. Einen Sonderfall stellt der unterirdisch lebende *Trechoblemus micros* dar, der meist nur zufällig in Bodenfallen nachgewiesen wird.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, dass fast alle im Gebiet auftretenden Offenlandsarten in der Lage sind, die Schweineweiden zu besiedeln. Ähnlich bedeutend ist die Tatsache, dass die Schweinebeweidung strukturelle Voraussetzungen dafür schafft, dass sich einige Arten neu im UG etablieren können. Es handelt sich in erster Linie um Bewohner vegetationsarmer, schlammig-lehmiger Uferstandorte, die von der Wühltätigkeit der Schweine profitieren dürften, wie z. B. *D. politus*, *D. luedersi*, *B. dentellum*, *B. semipunctatum* und *B. varium*, im Moment aber in geringen Individuenzahlen auftreten.

Ähnlichkeiten

Die Clusteranalyse zeigt, dass die größten Ähnlichkeiten zwischen der Hecke und der Wegböschung bestehen. Als nächstes folgen mit größerem Abstand Nasswiese (Sumpf), Brache und Schweineweide. Weitgehend eine eigene Artengemeinschaft weisen Acker und Ufergehölzsaum auf.

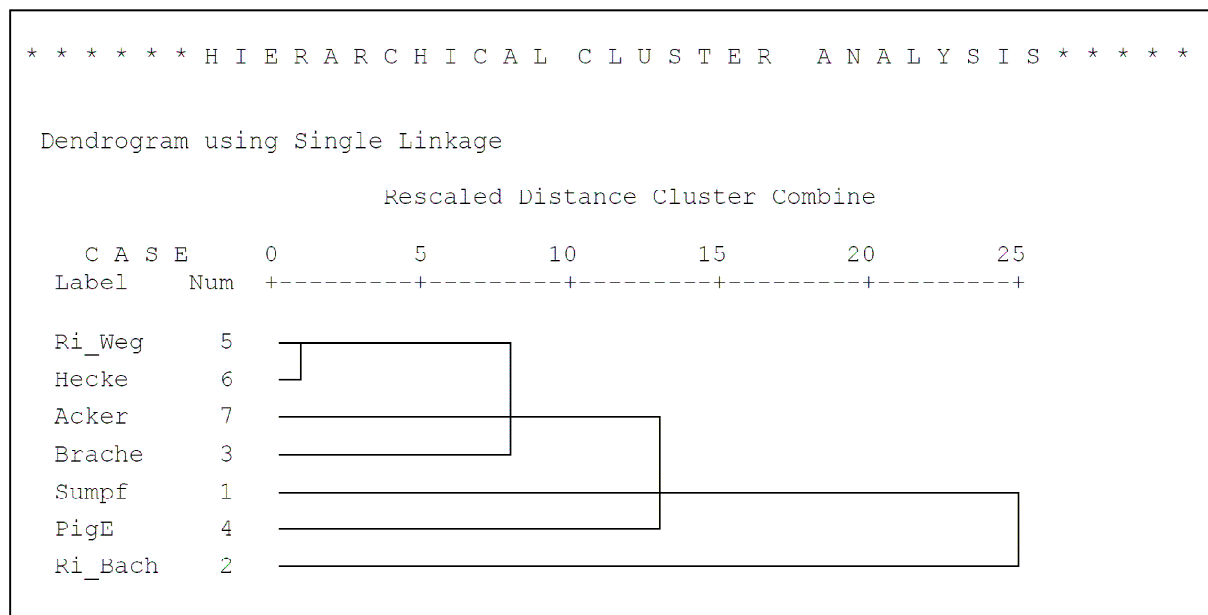


Abb. 65: Hierarchische Clusteranalyse (Single Linkage; Distanzmaß χ^2) der verschiedenen Fallenstandorte des Transektes in der Bruchtaue.

Abk.: Ri = Richtungsfälle (vgl. Kap. 6.3), Bach = Ufergehölzsaum am Bach, PigE = Schweineweide, extensiver genutzt (im Winter ausgezäunt).

Bezüglich der Ausgangsfrage über die Stellung der Schweineweiden als Lebensraum für Laufkäfer im Landschaftsraum kann konstatiert werden, dass größere Ähnlichkeiten mit anderen Grünlandgemeinschaften bestehen als mit denen der Ackerflächen bzw. Wegeböschungen der Agrarlandschaft.

6.2.2 Schmandberg

Transekt

Auf dem Transekt am Schmandberg wurden insgesamt 2.248 Laufkäfer aus 70 Arten gefangen. Die höchsten Artenzahlen erreichten die Schweineweiden (PF, PH) mit 48 bzw. 55 Arten. Deutlich geringere Werte wurden im Kiefernwald und der Hecke ermittelt. Der Wildacker wies die mit Abstand höchste Aktivitätsdichte auf, gefolgt von der Herbst- und Frühjahrsweide.

Die häufigsten fünf Arten – *A. aenea*, *Brachinus crepitans*, *H. affinis*, *Ophonus puncticeps* und *Pseudoophonus rufipes* – stellen ca. 50 % der gefangenen Individuen. Mit Ausnahme der ersteren besitzen sie ihren Vorkommensschwerpunkt auf der Ackerfläche. Ähnlich der Bruchtaue gelingt es nur wenigen anspruchslosen Arten alle Biotoptypen zu besiedeln. In diesem Fall sind es *Car. nemoralis*, *P. versicolor*, *H. rubripes*, *Cal. fuscipes*, *Pt. madidus* und *A. communis*.

Einige Arten sind mit ihrem Vorkommen auf die **Offenlandflächen** beschränkt, ohne hier deutliche Schwerpunkte zu zeigen. Hierzu gehören *A. ulica*, *A. montivaga*, *O. puncticollis* und *P. cupreus*. Eine noch größere Habitatamplitude besitzen *A. convexior*, *Anch. dorsalis*, *Pt. vernalis*, die mit **Ausnahme des Waldes** überall nachgewiesen wurden. Der **Kiefernwald** selbst wird geprägt durch zahlreiche, auch stenöke Waldbewohner, wie *Car. problematicus*, *Car. coriaceus*, *Abax ovalis* oder *Molops piceus*. Übereinstimmungen im Artenset mit der Hecke sind vergleichsweise gering (z. B. *Leistus ferrugineus*, *Cychrus caraboides*, *Abax ovalis*) und finden sich ansonsten überwiegend bei den eurytopen Arten (z. B. *N. brevicollis*, *Pt. madidus*). Exklusive **Heckenarten** sind bspw. *Platynus assimilis* und *O. rufibarbis*.

Im Offenland verteilen sich die Schwerpunktverkommen der für den Schmandberg charakteristischen xerophilen Laufkäfer auf alle Biotoptypen mit Ausnahme der **Brache**: Größere Dominanzen erreichen dort nur euryöke Offenlandsbewohner. Auf dem **Wildacker** tritt mit z. B. *N. salina*, *H. signaticornis*, *Br. crepitans*, *Pt. melanarius* und *Ps. rufipes* eine Mischung aus typischen Ackerarten und anspruchsvollen Trockenbiotopbewohnern auf. Ähnliches gilt für die **Wegeböschung**, wo Arten wie *Panagaeus bipustulatus*, *O. melletii* und *Cal. melanocephalus* ihren Schwerpunkt hatten. Die **Schweineweiden** besitzen ein sehr ähnliches Grundgerüst hinsichtlich der Artenausstattung (vgl. Kap. 4). Bezogen auf den Landschaftsraum erreichen auf beiden saisonalen Nutzungsvarianten jeweils andere Arten ihr Schwerpunktverkommen, die alle als typisch für Halbtrockenrasen des Weserberglands gelten (Holste 1974): **Frühjahrsweide** – z. B. *Callistus lunatus*, *Car. convexus*; **Herbstweide** – *Cicindela campestris*, *A. aenea*, *O. azureus*.

Tab. 25: Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Schmandberg (vgl. Abb. 64, Abk. s. Tab. 22). Arten mit Einzelvorkommen (< 3 Individuen) sind kursiv dargestellt (s. auch Abb. im Anhang).

Artname	Hecke	Weg	PFr	PHe	Brache	Acker	Wald	Öko
<i>Ophonus rufibarbis</i>	80,5	4,4	3,13	5,9	6,0			ub
<i>Platynus assimilis</i>	79,8		10,4	9,8				eWF
<i>Pterostichus niger</i>	73,1			26,9				eW
<i>Amara plebeja</i>	47,0		18,3	34,7				eO
<i>Leistus ferrugineus</i>	44,8	12,3			16,8		26,1	eWT
<i>Stomis pumicatus</i>		100						eO
<i>Ophonus melletii</i>		71,4	7,3	6,9		14,5		sOT
<i>Pterostichus strenuus</i>		67,8	32,2					eF
<i>Panagaeus bipustulatus</i>		63,4	15,0	10,7	10,9			eOT
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>		59,3			40,7			eW
<i>Notiophilus aesthuans</i>		58,4	41,6					eOT
<i>Calathus melanocephalus</i>	23,2	50,8		8,5	17,4			eOT
<i>Agonum sexpunctatum</i>			76,0	24,0				eO
<i>Bembidion properans</i>	15,3	2,1	69,9	9,9	2,9			eO
<i>Carabus convexus</i>			50,3	9,5		40,2		?
<i>Bembidion lampros</i>		13,6	48,5	13,8	4,7	19,4		eO
<i>Callistus lunatus</i>	18,7	10,2	43,6	27,5				sOT
<i>Amara equestris</i>				100				sOT
<i>Harpalus tardus</i>				100				eOT
<i>Pterostichus burmeisteri</i>				100				eW
<i>Cicindela campestris</i>			9,5	90,5				eOT
<i>Anisodactylus binotatus</i>		17,3	24,6	58,2				eOF
<i>Amara aenea</i>	3,1	6,3	29,9	50,6	8,4	1,8		eOT
<i>Ophonus azureus</i>			17,3	49,2	33,5			sOT
<i>Badister sodalis</i>		10,1	14,3	40,6	20,7	14,3		eF
<i>Microlestes maurus</i>					100			eOT
<i>Amara consularis</i>						100		sOT
<i>Clivina fossor</i>						100		eOF
<i>Stenolophus teutonius</i>						100		eOF
<i>Loricera pilicornis</i>				8,6		91,3		eOF
<i>Nebria salina</i>		10,5				89,5		eOT
<i>Agonum muelleri</i>				11,2	5,7	83,0		eO
<i>Harpalus signaticornis</i>			3,4	15,9		80,7		eOT
<i>Brachinus crepitans</i>		3,9	7,3	13,0	6,2	69,6		sOT
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	11,4	3,6	6,1	11,1	1,6	64,9		eOT
<i>Notiophilus biguttatus</i>	20,5		7,9	7,6		63,9	1,4	eW
<i>Pterostichus melanarius</i>	21,9	1,5	2,7	5,6	3,1	61,9		eO
<i>Amara similata</i>		10,3		24,2	7,1	58,4	3,2	eO
<i>Harpalus affinis</i>	3,6	9,8	5,6	22,9	1,3	56,7		eOT
<i>Ophonus puncticeps</i>	13,2	9,9	13,5	11,3	2,5	49,5		eOT
<i>Trechus quadristriatus</i>			20,4	38,7		40,8		eO
<i>Carabus problematicus</i>							100	sW
<i>Abax parallelus</i>							100	sW
<i>Abax parallelepipedus</i>	6,2	1,7			6,9	2,4	82,8	eW
<i>Carabus coriaceus</i>			20,2	12,7	6,5		60,6	eW
<i>Molops piceus</i>			20,2	19,1			60,6	eW

Artname	Hecke	Weg	PFr	PHe	Brache	Acker	Wald	Öko
<i>Amara ovata</i>			20,2	19,1			60,6	eO
<i>Abax ovalis</i>	21,4	3,9	5,5	5,3		5,5	58,3	sW
<i>Carabus nemoralis</i>	10,5	5,7	4,1	3,8	3,9	16,4	55,3	eW
<i>Cychrus caraboides</i>	19,2			7,1	28,9		44,8	eW
<i>Poecilus cupreus</i>		1,6	17,0	30,1	21,9	29,5		eO
<i>Notiophilus palustris</i>		39,1	33,3		5,4	22,2		eWF
<i>Amara montivaga</i>		32,4	17,3	10,9	27,8	11,5		sOT
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>		7,8		31,7	26,9	33,5		eO
<i>Carabus granulatus</i>		8,7	24,7	23,5	5,9	37,1		eF
<i>Ophonus puncticollis</i>		17,3	12,3	34,9	35,6			sOT
<i>Amara aulica</i>			31,2		37,6	31,2		eO
<i>Amara convexior</i>	11,2	26,5	20,3	26,7	15,4			eOT
<i>Anchomenus dorsalis</i>	20,5	12,1	24,5	15,7	1,9	25,2		eO
<i>Pterostichus vernalis</i>	16,9	9,3	19,8	15,6	31,8	6,6		eOF
<i>Poecilus versicolor</i>	15,5	4,3	7,2	39,9	11,6	10,8	10,8	eO
<i>Nebria brevicollis</i>	16,3		0,6	12,6	1,8	38,1	30,5	eW
<i>Harpalus rubripes</i>	14,3	26,1	23,2	21,9	7,2	1,8	5,5	eOT
<i>Badister bullatus</i>	22,2	8,7	25,9	16,4	8,3		18,5	eO
<i>Calathus fuscipes</i>	6,9	3,7	20,1	26,6	1,3	13,4	28,1	eOT
<i>Pterostichus madidus</i>	40,5	3,7	18,4	4,9	10,1	2,6	19,7	eW
<i>Harpalus latus</i>	8,2	8,9	6,4	34,6	27,6		14,3	ub
<i>Amara communis</i>	8,3	22,6	3,2	12,2	27,9	6,4	19,3	eO
<i>Amara familiaris</i>			9,7	36,9	9,4	29,2	14,6	eO
<i>Amara lunicollis</i>				43,4	38,5		18,1	ub
Individuen / 100 Fallentage	46,9	37,5	70,4	108,2	37,0	163,3	35,3	
Artenzahl	29	41	48	55	43	38	22	

Artenpool

Der regionale Artenpool besteht am Schmandberg unter Berücksichtigung der regulären Erfassung (Kap. 4) sowie der Richtungsfallen (Kap. 6.3.2) aus 74 Arten (s. Anmerkungen in 1.3.1). Berücksichtigt man hier, analog zum Vorgehen in der Bruchtaue, nur die als autochthon einzustufenden Vorkommen (d. h. regelmäßige Nachweise, keine Einzeltiere), so verbleiben 65 Carabidenarten, für die der Standort geeignete Bedingungen bietet.

Auf beiden Schweineweiden werden über 85 % dieses Artenpools realisiert; sie treten regelmäßig dort auf. Von weiteren sieben Arten liegen Einzelfunde vor. Lediglich zwei waldbewohnende Arten, nämlich *Car. problematicus* und *Pt. oblongopunctatus*, konnten auf der gehölzarmen Fläche nicht nachgewiesen werden.

Insgesamt bleibt zu konstatieren, dass alle biotoptypischen Offenlands- bzw. Halboffenlandsarten des Landschaftsraumes auf den Schweineweiden angetroffen werden konnten. Ähnlich der Bruchtaue trägt diese Form der Beweidung zu einer Bereicherung des regionalen Artenpools bei: Auch am Schmandberg konnten licht- und trockenheitsliebende Arten

exklusiv auf den Schweineweiden festgestellt werden. Am auffälligsten ist die Einwanderung des Feld-Sandlaufkäfers (*Cic. campestris*).

Ähnlichkeiten

Ausgehend von der Clusteranalyse wird deutlich, dass sowohl zwischen Weg und Brache, als auch zwischen beiden Schweineweiden sehr große Ähnlichkeiten vorliegen. Mit bereits größerem Abstand folgen Hecke und Kiefernwald. Eine sehr deutlich eigenständige Arten-gemeinschaft besitzt der Wildacker (Abb. 66).

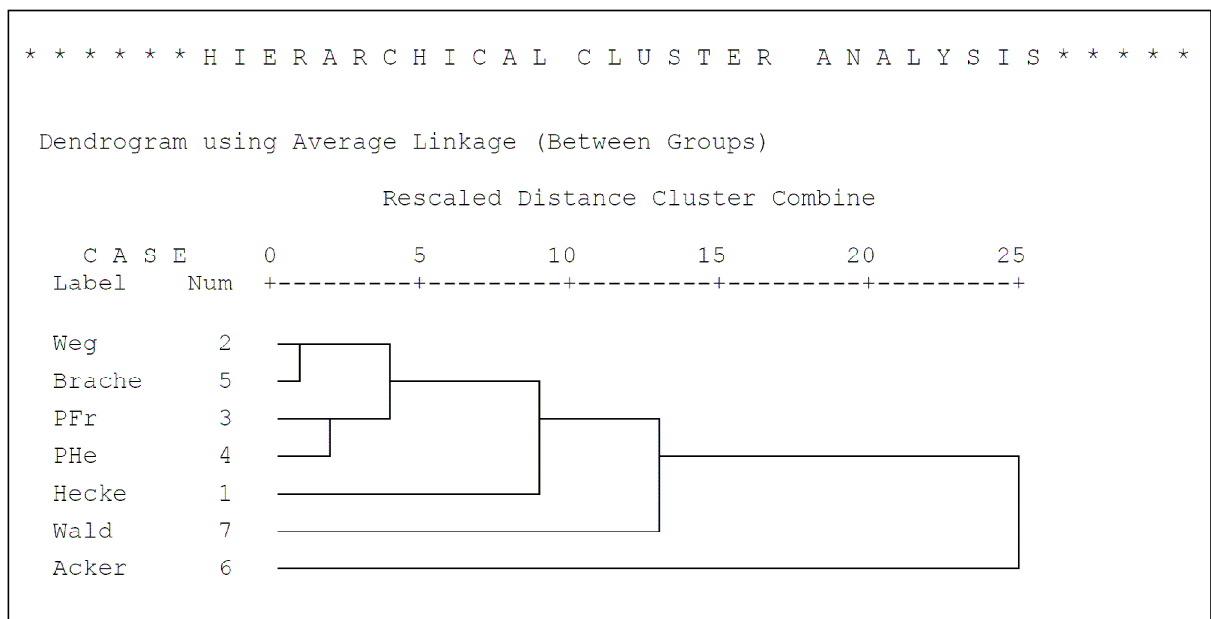


Abb. 66: Hierarchische Clusteranalyse (Average Linkage between groups; Distanzmaß Chi²) der verschiedenen Fallenstandorte des Transektes am Schmandberg.

Abk.: PFr = Schweineweide – Frühjahr, PHe = Schweineweide – Herbst.

Auch hier lässt sich – ähnlich wie am Standort Bruchtaue – belegen, dass der Artenbestand der Schweineweiden deutliche Übereinstimmungen mit anderen Offenlandzönosen des Landschaftsraumes, z. B. Wegsaum und Brache, besitzt. Auch wenn sich bei den euryöken Offenlandsarten einige Übereinstimmungen mit der Laufkäfergemeinschaft der Äcker ergeben, sind diese besonders hinsichtlich der Dominanzstruktur als grundverschieden zu charakterisieren.

6.3 Richtungsfallen

6.3.1 Bruchtaue

Es wurden insgesamt ca. 2.800 Laufkäfer aus 74 Arten in den Richtungsfallen nachgewiesen.⁴⁰ Eine besonders hohe Aktivität und Artenzahl wurde im Uferbereich festgestellt, die geringsten Werte fanden sich hingegen im Übergang zum Grasweg bzw. Acker (Tab. 26). Grundsätzlich bestehen aber umfangreiche Austauschbeziehungen über die Biotopgrenzen hinweg.

Die Ergebnisse spiegeln in erster Linie die unterschiedliche Bedeutung und Besiedlung der drei untersuchten Ökotope für Laufkäfer wider. Die kleinräumigen Unterschiede im Artenbestand des betrachteten Landschaftsausschnitts führen dazu, dass 16 Arten zusätzlich nachgewiesen werden konnten. Die allermeisten hiervon sind in ihrer Verbreitung eng an den Ufergehölzsaum gebunden (s. auch Kap. 6.2.1).

Auch wenn einige der Abundanzen dies nahe legen (vgl. auch Abb. 67), konnte ein signifikanter Unterschied zwischen Ein- und Auswanderung (d. h. zwischen beiden Seiten der Richtungsfallen) bezogen auf alle drei Ökotope bei keiner der Arten festgestellt werden (t-Test; $n=12$; $p>0,12$).

Tab. 26: Laufkäferaktivität und -artenzahl in den Richtungsfallen (n=12) am Standort Bruchtaue. Aus / Ein = Wanderungsrichtung mit Bezug zur Schweineweide.

	Richtung Ufer		Richtung Brache		Richtung Acker		Gesamt
	Aus	Ein	Aus	Ein	Aus	Ein	
Gesamtsumme	768	656	481	422	214	250	2.791
Artenzahl	50	49	49	40	31	34	74

Exemplarisch sind die Verhältnisse für acht typische Arten dargestellt, die sich in ihren Schwerpunktverhalten und z.T. hinsichtlich der Emi-/Immigration unterscheiden (Abb. 67). Überwiegend in der Aue (Ufergehölz- und Brache-Ökoton) treten *Pt. strenuus*, *C. fossor* und *As. flavipes* auf; entlang des Bachs erreichen *N. brevicollis*, *B. tetracolum*, *Pt. melanarius* und *Anch. dorsalis* die höchste Aktivität. Einzig *A. communis* wurde im Bereich des Ackers am häufigsten nachgewiesen. Gleichzeitig ist bei ihr durchweg eine höhere Aktivität auf den Referenzflächen festzustellen. Bei allen anderen Arten variieren die Unterschiede in Abhängigkeit des betrachteten Ökoton, sind dort z.T. aber sehr ausgeprägt. Bspw. erreichen *As. flavipes*, *Anch. dorsalis*, *C. fossor* und *Pt. melanarius* entlang des Bachs auf der Schweineweide eine ca. dreimal so hohe Aktivität.

⁴⁰ Eine detaillierte Auflistung der Fänge ist dem Anhang zu entnehmen.

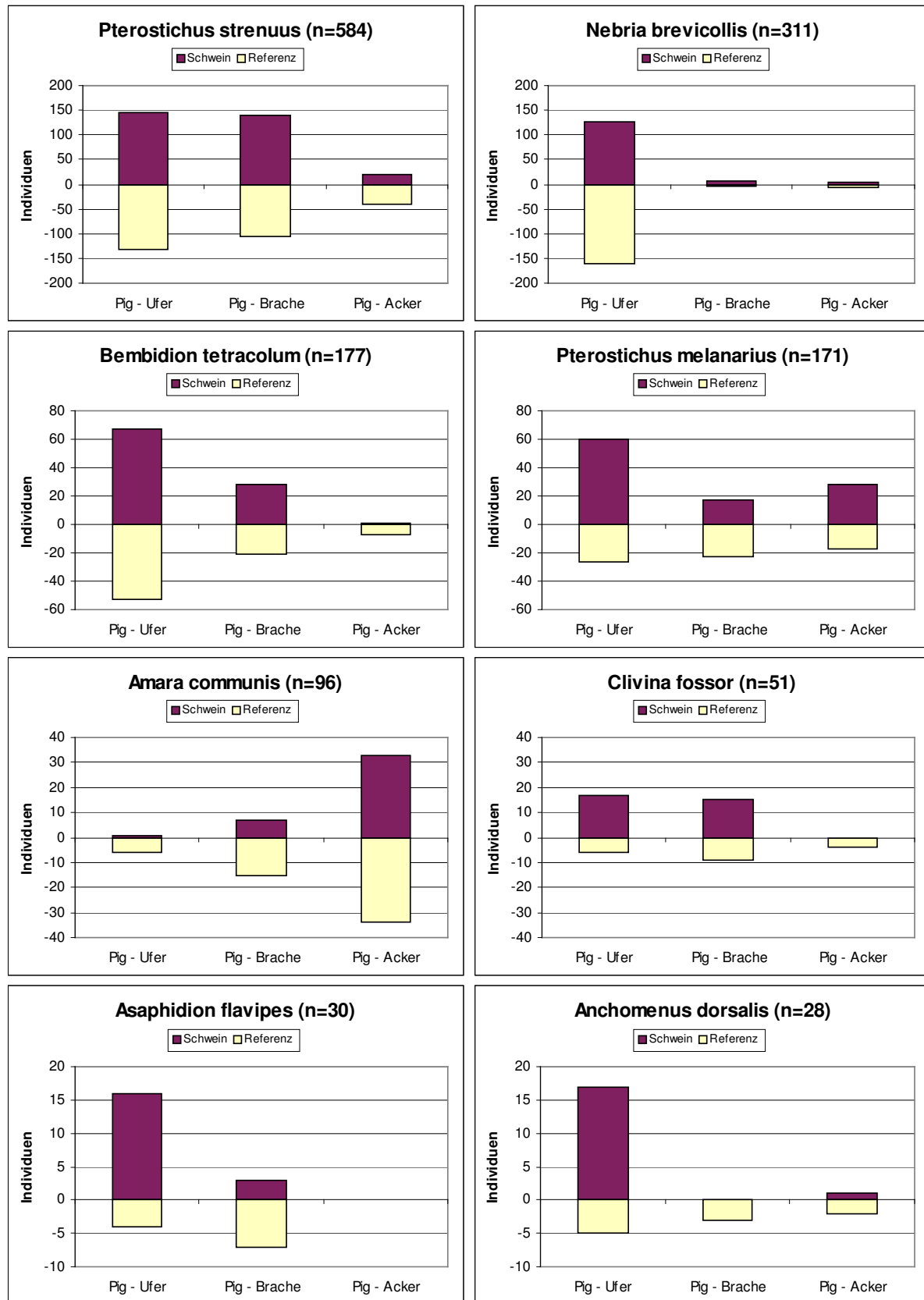


Abb. 67a-h: Abundanz einzelner Laufkäferarten an den drei mit Richtungsfallen untersuchten Ökotonen am Standort Bruchtaue mit Angabe der Wanderungsrichtung.

6.3.2 Schmandberg

Am Schmandberg wurden in den Richtungsfallen ca. 2.700 Laufkäfer aus 54 Arten gefangen (Tab. 27). Die auch in der regulären Erfassung in allen Teilflächen eudominante *A. aenea* stellt ca. 50 % der Individuen. Es bestehen deutliche Unterschiede bzgl. Aktivität und Artenzahl zwischen den drei betrachteten Ökotonen, wobei diese Parameter gegenläufig verlaufen: die höchste Aktivitätsdichte im Bereich *Brache* – *PH* fällt mit den geringsten Artenzahlen zusammen; im Bereich *Hecke* – *PF* ist es genau umgekehrt.⁴¹ Der Übergang beider Schweineweiden (*PF* – *PH*) nimmt eine intermediäre Stellung ein.

Aufgrund der im Vergleich zur Bruchtaue geringeren standörtlichen Unterschiede zwischen den Ökotonen ergeben sich nur bei wenigen Arten signifikante räumliche Differenzen in der Abundanz (z. B. *A. aenea*, *A. convexior*, *Pan. bipustulatus*). Im Vergleich zur Standardbeprobung wurde mit *A. majuscula* nur eine neue Art festgestellt.

Signifikante Unterschiede zwischen Ein- und Auswanderung an einem Ökoton (d. h. zwischen beiden Seiten einer Richtungsfallung) bestehen bei zwei Arten: *H. rubripes* ($t=2,48$; $p<0,05$) und *Notiophilus palustris* ($U=1,0$; $p<0,05$). Bei weiteren Arten deuten sich Unterschiede in der Häufigkeit an: *A. montivaga* ($PH \gg PF$; t-Test: $t=-2,26$; $p=0,07$), *O. puncticeps* ($t=2,27$; $p=0,067$), *Bad. bullatus* ($t=2,03$; $p=0,09$).

Tab. 27: Laufkäferaktivität in den Richtungsfallen (n=12) am Standort Schmandberg.

Abk. bezeichnen die Abwanderungsrichtung; kursiv = Arten, die im Rahmen der regulären Erfassung am Standort nicht nachgewiesen wurden; grau hinterlegt = signifikante Unterschiede in der Aktivitätsdichte hinsichtlich Ein-/Auswanderung an einer Richtungsfallung (t- bzw. U-Test) bzw. zwischen den verschiedenen Ökotonen (ANOVA); Signifikanzniveau (p , 2-seitig): *** $<0,001$; ** $<0,01$; $<0,05$; (*) $<0,1$.

Artname	Richtung		Richtung		Richtung		Gesamt
	Hecke	PF	PF	PH	PH	Brache	
<i>Amara aenea</i> **	24	36	228	203	484	477	1.452
<i>Brachinus crepitans</i>	22	14	45	60	57	59	257
<i>Harpalus affinis</i>	12	19	32	17	36	39	155
<i>Harpalus rubripes</i> *	13	27	18	21	30	26	135
<i>Ophonus puncticeps</i> (*)	8	36	9	19	30	23	125
<i>Amara convexior</i> ***	26	25	4	4	2	9	70
<i>Anchomenus dorsalis</i>	10	16	5	11	5	10	57
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	11	3	13	8	8	10	53
<i>Badister bullatus</i> (*)	7	3	17	9	6	2	44
<i>Panagaeus bipustulatus</i> **	8	17	5	4	1	2	37
<i>Poecilus versicolor</i>	5	7	6	6	4	8	36
<i>Amara montivaga</i> (*)	5	3	1	7	7	9	32
<i>Harpalus latus</i>	4	3	5	8	5	4	29
<i>Amara communis</i>	7	2	5	1	2	1	18
<i>Ophonus melletii</i>	6	8	2				16

⁴¹ Gemäß den theoretischen Überlegungen zum Verhältnis Artenvielfalt und Aktivitätsdichte dürfte der tatsächliche Unterschied noch deutlicher ausfallen (vgl. Kap. 4 – *Rarefaction*-Analyse).

Artname	Richtung		Richtung		Richtung		Gesamt
	Hecke	PF	PF	PH	PH	Brache	
Calathus fuscipes		5	2	3	2	3	15
Pterostichus madidus	1	5	3	3	2		14
Pterostichus melanarius	1	3	1		4	3	12
Pterostichus vernalis	1	4	3	1	1	1	11
Badister sodalis		2	2	4	2	1	11
Ophonus azureus		2	2	1	1	3	9
Notiophilus palustris*	1	8					9
Poecilus cupreus	1	2	2	2		1	8
Carabus nemoralis	2	2		2	1	1	8
Amara familiaris		1	1	4		2	8
Amara similata	3	1	1			1	6
Ophonus puncticollis		3			1	1	5
Carabus convexus			2	2		1	5
Pterostichus strenuus	3	1					4
Notiophilus aesthuans		3				1	4
Calathus melanocephalus	4						4
Bembidion lampros	2		2				4
Amara lunicollis			1	1	1	1	4
Abax ovalis		1	1	1		1	4
Ophonus rufibarbis	1			2			3
Amara aulica				1		2	3
Stomis pumicatus	1				1		2
Nebria salina	1	1					2
Leistus ferrugineus		1	1				2
Harpalus signaticornis			1			1	2
Carabus granulatus	1			1			2
Callistus lunatus	1	1					2
Bembidion properans	1		1				2
Anisodactylus binotatus	2						2
Abax parallelus		1		1			2
Pterostichus oblongopunctatus	1						1
Bembidion quadrimaculatum	1						1
Amara consularis		1					1
Abax parallelepipedus		1					1
Amara majuscula			1				1
Amara equestris			1				1
Amara plebeja				1			1
Agonum muelleri				1			1
Trechus quadristriatus					1		1
Gesamtsumme	197	268	423	409	694	703	2.694
Artenzahl	34	36	33	31	25	30	54

6.4 Wühlstellen

6.4.1 Artengemeinschaft

Bruchtaue

Insgesamt wurden 378 Individuen aus 31 Arten mit den Mikrofallen gefangen. Einen Überblick gibt Tab. 28. Die häufigsten Arten in den Senken waren die grabende *C. fossor* und der auf offenen Böden angewiesene *B. tetracolum* (beide signifikant häufiger nach U-Test; $n=69$, $U=292$, $p<0,001$ bzw. $U=405$, $p<0,01$). Mehrere Arten „mieden“ den Randwall – häufiger waren dort *D. globosus* und *L. pilicornis*.

Die Aktivitätsdichte im Referenzgrünland und der Senke war annähernd gleich und etwa doppelt so hoch wie auf dem Randwall (U-Test, $n=69$, $U=346$, $p<0,01$). Dort hingegen konnte die höchste Artenzahl beobachtet werden, die Unterschiede waren allerdings gering. Zieht man abundanz-basierte Schätzverfahren zur Artenvielfalt hinzu (Tab. 28, vgl. Kap. 4.1.3), so zeigt sich, dass je nach Index die höchsten Werte auf dem Randwall bzw. in der Senke erreicht werden. Die Wühltätigkeit bedingt demnach eine Bereicherung des Artenspektrums im „normalen Grünland“.

Tab. 28: Aktivitätsdominanz (%) sowie Gesamtindividuenzahl der Laufkäfer-Arten in den Mikrohabitaten von Schweinewühlstellen sowie dem „normalen“ Grünland am Standort Bruchtaue (n = 104).

Artname	Grünland	Randwall	Senke	Gesamt
Schwerpunkt Grünland				
<i>Pterostichus melanarius</i>	52,8	22,2	25	36
<i>Pterostichus strenuus</i>	59,1	22,7	18,2	22
<i>Carabus granulatus</i>	71,4	28,6	0	7
Schwerpunkt Offenboden				
<i>Clivina fossor</i>	35,9	6,3	57,8	64
<i>Bembidion tetracolum</i>	17,8	2,2	80	45
Schwerpunkt „Nicht-Randwall“				
<i>Pterostichus vernalis</i>	43,9	17,1	39	41
<i>Bembidion properans</i>	44,4	16,7	38,9	36
<i>Agonum muelleri</i>	42,4	12,1	45,5	33
Schwerpunkt Randwall				
<i>Dyschirius globosus</i>	20	80	0	5
<i>Loricera pilicornis</i>	20	60	20	5
Kein Schwerpunkt				
<i>Poecilus versicolor</i>	36,4	40,9	22,7	22
<i>Amara communis</i>	35,7	28,6	35,7	14
<i>Pterostichus anthracinus</i>	33,3	25	41,7	12
<i>Poecilus cupreus</i>	25	37,5	37,5	8
Sonstige Arten				
<i>Bembidion lampros</i>	25	25	50	4
<i>Amara familiaris</i>	33,3	33,3	33,3	3
<i>Asaphidion flavipes</i>	66,7	0	33,3	3
<i>Agonum sexpunctatum</i>	50	0	50	2
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	50	50	0	2
<i>Anisodactylus binotatus</i>	0	50	50	2

Artname	Grünland	Randwall	Senke	Gesamt
Platynus assimilis	0	50	50	2
Stomis pumicatus	100	0	0	1
Amara aenea	0	100	0	1
Amara plebeja	0	100	0	1
Bembidion lunulatum	0	100	0	1
Carabus nemoralis	0	100	0	1
Pterostichus niger	0	100	0	1
Bembidion biguttatum	0	0	100	1
Chlaenius nigricornis	0	0	100	1
Dyschirius sp.	0	0	100	1
Harpalus affinis	0	0	100	1
Individuen / 100 F-Tage	25,0	12,7	28,0	65,7
Artenzahl	20	24	22	31
ACE⁴²	29,0 (*)	35,3 (*)	38,4 (*)	43,5 ± 10,7
Jackknife	26,8 ± 2,3	34,7 ± 4,1	31,7 ± 3,3	40,9 ± 3,6

Betrachtet man die Rarefaction-Kurven der einzelnen Teilbereiche der Wühlstelle, so werden zwei Dinge deutlich (Abb. 68): Zum einen zeigt die Kurve des Randwalls noch kaum ein asymptotisches Abflachen – d. h. der Artenbestand wurde hier bislang noch ungenügend erfasst und ist demzufolge deutlich höher einzustufen. Zum anderen liegt die „Randwall-Kurve“ (also deren *species richness*) sehr deutlich über der beider Vergleichsflächen, Senke und „normales“ Grünland unterscheiden sich dagegen kaum.

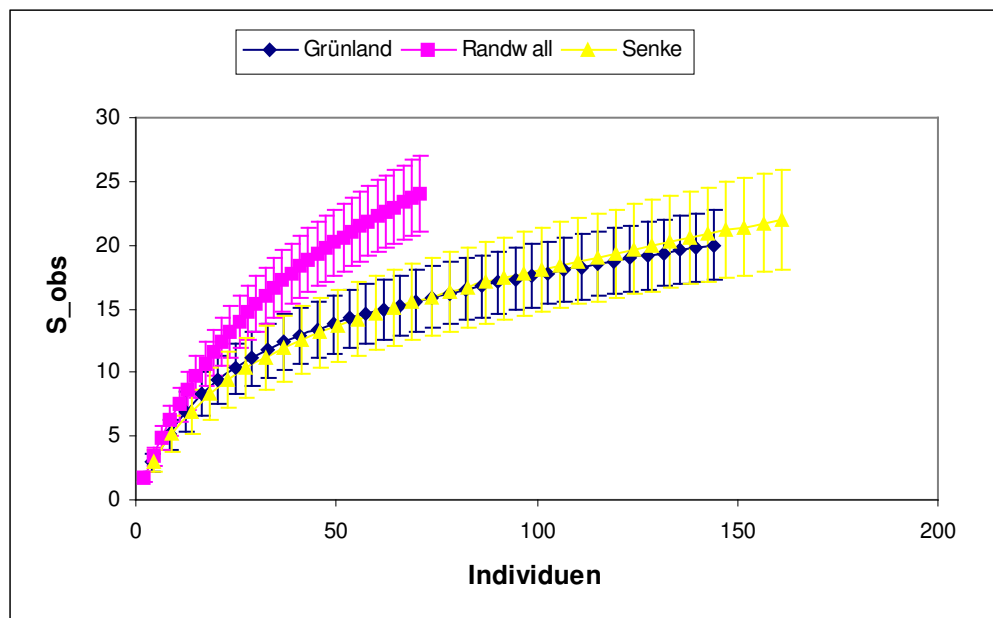


Abb. 68: „Sample-based Rarefaction-Kurven“ mit Standardabweichung zum Vergleich der Artenvielfalt der unterschiedlichen Kompartimente der „Wühlstellen“ (s. Text).

Abk.: S_obs = Artenzahl (Berechnung nach Mao Tau, vgl. Colwell (2006)).

⁴² Anstelle des normalerweise verwendeten Index Chao 1, empfahl das Berechnungsprogramm EstimateS (vgl. Kap. 4.1.3) für die vorliegenden Werte den Index ACE, der allerdings keine Standardabweichung angibt.

Schmandberg

Trotz der intensiveren Beprobung wurden am Schmandberg aufgrund einer allgemein geringeren Aktivitätsdichte nur 177 Individuen aus 15 Arten gefangen (s. Tab. 29), die zu den typischen Frühsommerarten des Standortes zählen (vgl. Kap. 4). Den mit deutlichem Abstand größten Anteil nimmt *A. aenea* ein (> 60 %), die in allen Teilbereichen der Wühlstelle gleichermaßen häufig ist. Nur wenige andere Arten erreichen so hohe Abundanzen, dass deutliche Präferenzen bzw. signifikante Unterschiede hieraus ableitbar wären, so *B. lampros* auf dem Randwall (U-Test, $n=75$, $U=640$, $p=0,06$).

Die beiden Mikrohabitate der Wühlstelle besitzen geringere Individuen- und Artenzahlen als die Vergleichsfläche. Die Gesamtartenvielfalt anhand der Schätzparameter Jackknife und Chao 1 ist, anders als in der Bruchtaue, ebenfalls im Grünland höher. Demgegenüber lassen sich anhand der *Rarefaction*-Kurven keine signifikanten Unterschiede erkennen (ohne Abb.). Es sei aber angeführt, dass insbesondere die Kurven Senke und Grünland fast linear ansteigen und keine asymptotische Abflachung erkennen lassen. Hier besteht demnach ein Erfassungsdefizit, was bei der geringen Gesamtaktivität nicht verwundert.

Tab. 29: Relative Häufigkeit (%) sowie Gesamtabundanz der einzelnen Laufkäfer-Arten in den Mikrohabitaten von Schweinewühlstellen sowie dem „normalen“ Grünland am Standort Schmandberg ($n = 115$).

Artname	Grünland	Randwall	Senke	Gesamt
Schwerpunkt Grünland				
<i>Brachinus crepitans</i>	67,0	20,9	12,2	16
Schwerpunkt Offenboden				
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	39,6	7,6	52,8	15
Schwerpunkt Randwall				
<i>Poecilus cupreus</i>	15,2	69,6	15,2	6
<i>Bembidion lampros</i>	0	100	0	3
Kein Schwerpunkt				
<i>Amara aenea</i>	41,2	26,6	32,2	108
<i>Harpalus affinis</i>	31,8	36,4	31,8	12
<i>Amara convexior</i>	23,3	53,3	23,3	4
Sonstige Arten				
<i>Anchomenus dorsalis</i>	0	69,6	30,4	3
<i>Amara similata</i>	0	0	100	2
<i>Poecilus versicolor</i>	50	0	50	2
<i>Pterostichus vernalis</i>	50	0	50	2
<i>Amara montivaga</i>	100	0	0	1
<i>Bembidion properans</i>	100	0	0	1
<i>Badister bullatus</i>	100	0	0	1
<i>Pterostichus madidus</i>	100	0	0	1
Individuen / 100 F-Tage	10,7	7,3	8,1	26,2
Artenzahl	12	8	10	15
Chao 1	(40 ± 21,3)	8,3 ± 8,0	16,3 ± 7,6	16,5 ± 2,2
Jackknife	19,8 ± 3,2	9,9 ± 1,4	14,9 ± 2,5	18,9 ± 2,4

6.4.2 Funktionelle Gruppen

Betrachtet man die relative Verteilung der von Cole et al. (2002) ermittelten FG auf die verschiedenen Mikrohabitate (Abb. 69), so fallen mehrere Punkte ins Auge:

- Zwischen beiden Standorten bestehen sehr deutliche Unterschiede, welche die der Mikrohabitate (RW, OF) deutlich überlagern. In der Bruchtaue dominieren kleine bis mittlere Generalisten (FG 6), am Schmandberg hingegen tagaktive Samenfresser (FG 3, *Amara* spp.). Dies entspricht den Befunden der regulären Erfassung (vgl. Kap. 5).
- In der Bruchtaue ist der Anteil großer, nachtaktiver Prädatoren (FG 2) im Vergleich zur regulären Erfassung deutlich geringer (vgl. Kap. 5).
- Der Randwall weist in beiden Gebieten ein breiteres Spektrum von FG und eine gleichmäßigere Verteilung auf.
- Der Randwall zeichnet sich durch einen in beiden Standorten höheren Anteil von Collembolen-Spezialisten (FG 4) aus.
- Die absoluten Häufigkeitsunterschiede sind vergleichsweise gering.

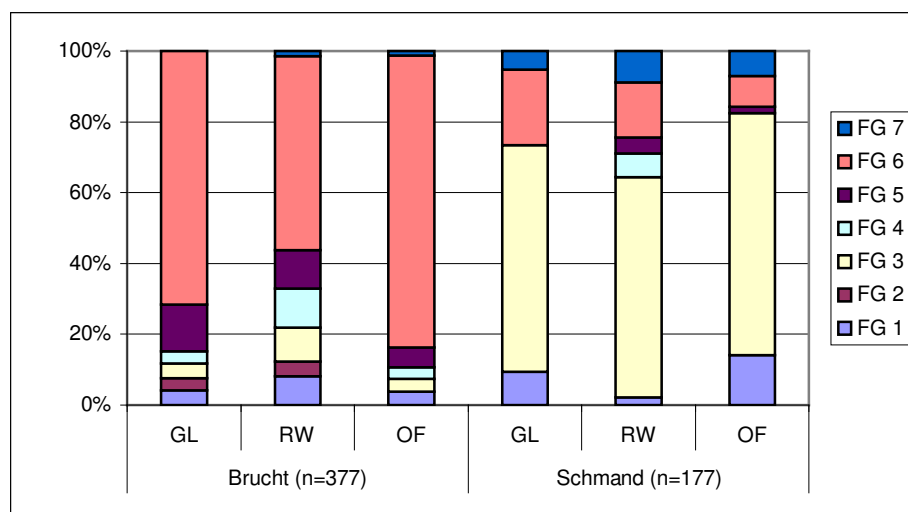


Abb. 69: Relative Häufigkeit verschiedener funktioneller Gruppen (FG, sensu Cole et al. 2002) in den unterschiedlichen Kompartimenten der „Wühlstellen“ bzw. im angrenzenden „normalen“ Grünland an den Standorten Bruchtaue und Schmandberg.

Abk.: GL = Grünland, RW = Randwall, OF = Offenbodenbereich der Wühlstelle (= Senke); FG 1 = mittlere/große, nachtaktive Generalisten, FG 2 = *Carabus* spp., FG 3 = tagaktive Phytophage, FG 4 = Collembolen-Spezialisten, FG 5 = kleine, nachtaktive Generalisten, FG 6 = kleine/mittlere G., FG 7 = nachtaktive Phytophage.

6.5 Naturschutzfachliche Bewertung

6.5.1 Arten

Gefährdung:

Insgesamt wurden in den verschiedenen UG 53 Arten (3.980 Ind.) der Roten Liste Deutschlands (incl. Vorwarnliste) bzw. der jeweiligen Länder nachgewiesen (vgl. Tab. 31, dort nur Arten der Stufe 0-3, R, D⁴³). Bemerkenswert ist die Vielzahl an bundesweit bestandsbedrohten oder seltenen Arten am Standort Lenzen: hierzu zählen *Amara strenua*, *Badister unipustulatus*, *Acupalpus exiguus*, *Anthraxus consputus*, *Pt. gracilis*, *Pt. longicollis*, *B. semipunctatum* und *B. octomaculatum*. Weiterhin sind die Nachweise von *Ocys harpaloides*, *Ophonus nitidulus*, *Dyschirius intermedius* und *D. politus* (Bruchtaue), *Callistus lunatus*, *Car. convexus*, *A. montivaga*, *Ophonus azureus*, *O. melletii*, *O. puncticollis* und *H. signaticornis* (Schmandberg) sowie von *A. lucida*, *A. nitida* und *Not. aquaticus* (Tieringen) hervorzuheben.

Beim Vergleich der verschiedenen Nutzungstypen ist zu erkennen, dass absolut gesehen die meisten gefährdeten Arten an allen Standorten auf den Schweineweiden zu finden sind. Die Anzahl (inkl. Vorwarnliste) schwankt zwischen 5 und 19, während bspw. im Referenz-Grünland nur 1 bis 7 RL-Arten auftreten (Tab. 30). Die Brache nimmt hier eine intermediäre Stellung ein, liegt aber stets hinter den Zahlen der Vergleichs-Schweinefläche.

Betrachtet man die zeitliche Entwicklung der Anzahl gefährdeter Arten so zeigt sich, dass es lediglich auf den Schweineweiden zu größeren Änderungen kommt (s.u., ohne Abb.). Hervorzuheben ist die kontinuierliche Zunahme von „stark gefährdeten“ Laufkäferarten: Im 3. Jahr beträgt deren Anteil ca. 5 %, während sie auf den Referenzflächen praktisch fehlen.

Tab. 30: Gesamtzahl Rote Liste-Arten (RL Land bzw. BRD 0-3, R, D), Anzahl Arten der Vorwarnliste (in Klammern) nach Nutzungstyp sowie die Veränderung der Artenzahl auf den Schweineweiden im Zeitraum 2000 nach 2002.

* = Referenz-Erfassung am Schmandberg auf Wildacker nur im Rahmen der Transektbeprobung (vgl. Kap. 6.2.2), nur eingeschränkt vergleichbare Methodik.

Standort	Schwein (getrennt nach Teilflächen)	Brache	Referenz	Veränderung Schweineweide
Bruchtaue	0 (+7) bzw. 2 (+3)	0 (+4)	1 (+0)	+5 / -1
Schmandberg	7 (+3) bzw. 8 (+2)	4 (+1)	5 (+1)*	+5 / -2
Lenzen	10 (+9)	8 (+5)	3 (+4)	uneinheitlich ⁴⁴
Tieringen	4 (+5)	1 (+4)	0 (+1)	+2 / -2

Die hohe Dynamik auf den Schweineweiden wird auch durch den Arten-Turnover (β -Diversität) deutlich (Tab. 31). So wurden elf Arten, die z.T. regional (stark) gefährdet sind, als Neunachweise auf den Schweineflächen registriert (in Klammern die Standorte, Abk. s. Tab. 31): *Callistus lunatus*, *Cic. campestris*, *H. signaticornis*, *Not. aesthuans*, *O. melletii* (alle

⁴³ Die Arten der Vorwarnliste sind den Tabellen mit Aktivitätsdominanzen im Anhang zu entnehmen.

⁴⁴ Aufgrund des Sommerhochwassers in Lenzen im Abschlussjahr sind vergleichbare Trendaussagen erschwert.

Schmandberg), *D. politus*, *B. semipunctatum*, *B. varium* (alle Bruchtaue), *Diachromus germanus*, *H. luteicornis* (beide Lenzen), *A. consularis*, *A. equestris* (beide Tieringen). Auf den Vergleichsflächen kamen sie hingegen nicht vor. Besonders positive Effekte lassen sich auf dem von Verbrachung bedrohten Standort Schmandberg erkennen, wo alleine fünf wärme- und trockenheitsliebende Arten neu auftreten, die von einer geringeren Vegetationsbedeckung und vermehrten Offenbodenanteilen profitieren dürften. Dies gilt in gleicher Weise für die genannten Arten der Bruchtaue, die typisch für spärlich bewachsene Uferbereiche sind.⁴⁵

Tab. 31: Abundanz (inkl. Richtungs- und Transektfallen) und Bestandsentwicklung der Rote Liste-Arten (RL 0-3, R, D) im Zeitraum 2000-2002 nach Nutzungstyp (Einstufung nach Scheffler et al. 1999; Schüle & Terlutter 1998; Trautner et al. 2005; Trautner et al. 1997). Dunkel hinterlegt sind die Bundesländer in denen ein Nachweis erfolgte.

Abk.: ++ = Neueinwanderung, nicht in 2000 (=1. Jahr) nachgewiesen; + = Zunahme der Aktivitätsdichte; - = Abnahme der A.; -- = starker Rückgang, Vorkommen erloschen; ~ = uneinheitlich bzw. unverändert (jeweils in Klammern die UG); B = Brucht; S = Schmandberg; T = Tieringen, L = Lenzen.

Artname	RL D	RL NW	RL BW	RL BB	Schwein	Brache	Referenz	Σ
Arten mit Zunahme auf Schweineweide und Brache								
<i>Pterostichus gracilis</i>	3	2	2	+	++ (L)	+		23
<i>Ophonus puncticollis</i>	V	D	V	1	++ (S)	++ (S)		13
<i>B. semipunctatum</i>	+	V	+	2	++ (B), ~ (L)	++ (L)		6
Arten mit (relativer) Zunahme auf der Schweineweide								
<i>Harpalus signaticornis</i> ⁴⁶	+	1	+	+	++ (S)			20
<i>Ophonus melletii</i>	3	D	3	+	++ (S)			19
<i>Amara strenua</i>	2	0	G	R	+	-- (L)	~ (L)	17
<i>Callistus lunatus</i>	2	2	3	-	++ (S)			13
<i>Diachromus germanus</i>	+	V	+	R	++ (L)			7
<i>Amara consularis</i>	+	3	V	+	++ (T)		~ (S) ⁴⁷	5
<i>Harpalus luteicornis</i>	V	+	V	+	++ (L)			2
<i>Dyschirius politus</i>	+	2	3	+	++ (B)			1
Arten mit (relativer) Zunahme auf Brache bzw. konventionell genutzten Flächen								
<i>Anthracus consputus</i>	3	2	2	+	~ (L)	++ (L)		5
<i>Badister unipustulatus</i>	2	2	2	+	-- (L)	++ (L)		3
<i>Pterostichus macer</i>	+	1	3	R	++ (L)		++ (L)	2
Arten mit generellem Rückgang								
<i>Acupalpus exiguus</i>	3	2	2	3	- (L)	- (L)	~ (L)	367
<i>Pt. longicollis</i>	3	0	2	R	- (L)	-- (L)	- (L)	54
<i>Carabus convexus</i>	3	3	3	+	-- (S)	-- (S)		20
Arten mit Rückgang auf einzelnen Nutzungstypen								
<i>Amara montivaga</i>	V	3	V	-	- (S), -- (T)	~ (S)		54

⁴⁵ Auf den Schweineweiden verschwinden auch einige schützenswerte Arten – es handelt sich durchweg um Einzelfunde im 1. Untersuchungsjahr, so dass nicht davon ausgegangen werden kann, dass es sich um autochthone Vorkommen handelte. Gleichzeitig liegt ihre Zahl im Unterschied zu den Referenzflächen unter der der Neueinwanderungen (Tab. 30, Tab. 31).

⁴⁶ Nach neuerem Kenntnisstand in Ausbreitung begriffen und in Westfalen nicht mehr als hochgradig gefährdet einzustufen (Kaiser 2004).

⁴⁷ Nachweis auf Wildacker im Umfeld (s. Transekt, Kap. 6.2.2)

Artname	RL D	RL NW	RL BW	RL BB	Schwein	Brache	Referenz	Σ
<i>Ophonus azureus</i>	+	3	+	3	- (S)	~ (S)		20
<i>Amara nitida</i>	3	3	3	+	-- (T)	-- (T)		4
<i>Amara lucida</i>	V*	R	2	+	-- (T)			1
<i>Amara cf. spreta</i>	+	3	+	+	-- (S)			1
<i>Ocys harpaloides</i>	3	V	3	-	-- (B)			1
Arten ohne einheitliche Tendenz bzw. ohne Änderung								
<i>Bembidion gilvipes</i>	V*	3	3	+	~ (L)	~ (L)	~ (L)	1.277
<i>Bembidion lunulatum</i>	+	+	+	3	~ (B), ~ (L) ++ (T)	~ (L) ~ (T)		24
<i>Notiophilus aquaticus</i>	V*	+	3	+	~ (T)			2
<i>Bemb. octomaculatum</i>	2	1	2	+			~ (L)	1
<i>Dyschirius intermedius</i>	3	2	3	3			~ (B)	1
Gesamt Artenzahl					12 ++, 7 --	4 ++, 4 --	1 ++, 1 --	1.963

Weitere Bewertungskriterien:

Neben der akuten Gefährdung stellt auch das Auftreten von „anspruchsvollen“ (stenöken, Abb. 70) bzw. regional stenotopen (Tab. 32) Laufkäferarten ein Bewertungskriterium dar. Der Anteil von Ersteren ist allerdings in allen Nutzungstypen gering (<5 %), wobei das konventionelle Grünland gegenüber Brache und Schweineweide noch zurückbleibt. Auch im Verlauf der Untersuchung ergaben sich kaum Änderungen.

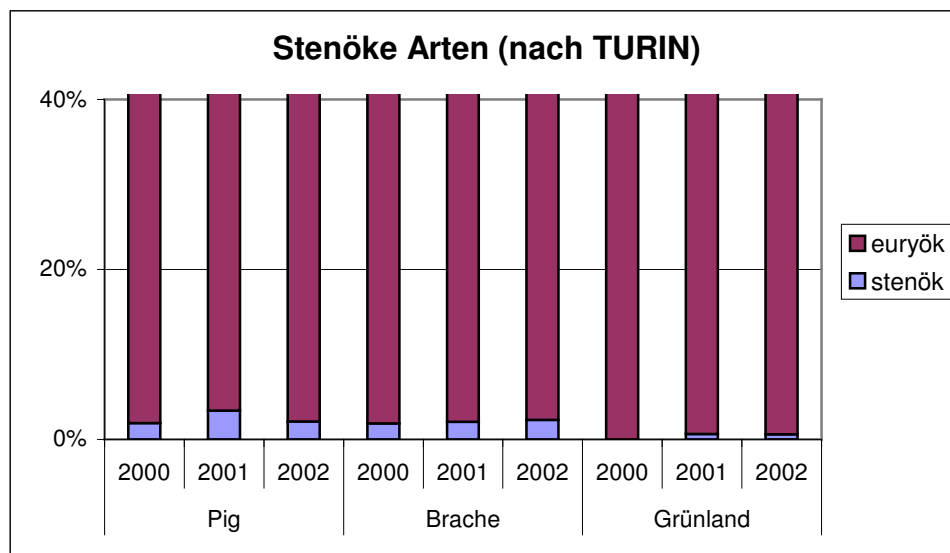


Abb. 70: Vergleich des Stenökiegrads (nach Turin 2000) für die verschiedenen Nutzungstypen und Jahre in allen UG.

In der folgenden Tabelle sind die anhand der Transekt-Erhebungen im UG Bellersen als für das Weserbergland ‚regional stenotop‘ ermittelten Carabidenarten aufgeführt. Hierbei spielte sowohl die Aktivitätsdominanz innerhalb des Transekts als auch innerhalb des betreffenden Biotoptyps eine Rolle (vgl. Kap. 6.1.2). Gleichzeitig wird in der Tabelle ihr regelmäßiges Auftreten (>2 Jahre, >5 Ind.) auf den verschiedenen Nutzungstypen dargestellt.

Tab. 32: Regional stenotope Laufkäferarten im Weserbergland bezogen auf einzelne Biotoptypen sowie Angaben zur Ökologie und Verbreitung auf den verschiedenen Nutzungstypen. ● = regelmäßig (>2 Jahre, >5 Ind.), (●) = nur Einzeltiere.

Abk. Ökologische Ansprüche: ub = ubiquistisch (eurytop), eF = euryöke Feuchtwaldart, eO = ... Offenlandsart, eW = ... Waldart, eWF = ... Feuchtwaldart, eOT = Schwerpunkt in trockenen Offenlandsbiotopen, eOF = ... in feuchten O., sUV = stenotope Uferart, sOT = ausschließlich in trockenen Offenlandsbiotopen, sOF = ... in feuchten O. * = Referenz-Erfassung am Schmandberg auf Wildacker nur im Rahmen der Transektbeprobung (vgl. Kap. 6.2.2), nur eingeschränkt vergleichbare Methodik.

Standort	Biotoptyp	Art	Öko	Schwein	Brache	Referenz
Bruchtaue	Nasswiesen	<i>Agonum afrum</i>	eF	(●)	(●)	
		<i>Agonum viduum</i>	sOF	●	●	
		<i>Oodes helopioides</i>	sUV	●	●	
	Feuchtbrache	<i>B. biguttatum</i>	eOF	●	●	
		<i>Clivina collaris</i>	eOF	●	●	
		<i>Epaphius secalis</i>	eF	●	●	
	Schweineweide	<i>Agonum sexpunctatum</i>	eO	●	(●)	(●)
		<i>B. 4-maculatum</i>	eO	●	●	●
		<i>Pt. niger</i>	eW	●	●	●
	Intensiv-Grünland	<i>Loricera pilicornis</i>	eOF	●	●	●
		<i>Patrobus atrorufus</i>	eWF	●	●	●
		<i>Trechoblemus micros</i>	eOF			●
	Intensiv-Acker	<i>B. lampros</i>	eO	●	●	●
		<i>Pt. melanarius</i>	eO	●	●	●
	Gehölzsaum	<i>Platynus assimilis</i>	eWF	●		●
<i>Nebria brevicollis</i>		eW	●	●	●	
<i>Pt. oblongopunctatus</i>		eW	(●)			
Artenzahl				16	14	10
Schmandberg	Schweineweide	<i>Amara aenea</i>	eOT	●	●	●
		<i>Anisodactylus binotatus</i>	eOF	●	(●)	
		<i>Callistus lunatus</i>	sOT	●		
		<i>Cicindela campestris</i>	eOT	●		
	Kiefernwald	<i>Abax ovalis</i>	sW	●		(●)
		<i>Abax parallelepipedus</i>	eW	(●)	●	(●)
	Hecken	<i>Ophonus rufibarbis</i>	ub	●	(●)	
		<i>Platynus assimilis</i>	eWF	(●)		
	Extensiv-Acker	<i>Brachinus crepitans</i>	sOT	●	●	●
		<i>Harpalus signaticornis</i>	eOT	●		●
		<i>Loricera pilicornis</i>	eOF	(●)		●
		<i>Ps. rufipes</i>	eOT	●	●	●
		<i>Agonum muelleri</i>	eO	●	(●)	●
	<i>Nebria salina</i>	eOT			●	
Artenzahl				13	7	9*
Gesamtartenzahl				29	21	19

Insgesamt wurden für die betrachteten Biotope in der Bruchtaue 17 Arten, auf dem Schmandberg 14 Arten als ‚regional stenotop‘ eingestuft. Vergleicht man dies mit gängigen Literatureinstufungen zu den ökologischen Ansprüchen dieser Arten, so fällt auf, dass nur wenige generell als eng eingenischt gelten: z. B. *Agonum viduum* und *Oodes helopioides* für Feuchtlebensräume sowie *Call. lunatus* und *Br. crepitans* für trockene Standorte. Nach Turin (2000) sind weiterhin noch *Abax ovalis*, *E. secalis*, *B. biguttatum*, *Patr. atrorufus* und *Cic. campestris* als vergleichsweise stenök einzustufen. Mehrere Arten gelten hingegen als ausgesprochen anspruchslos bzw. fast ubiquitär verbreitet, wie etwa *Pt. melanarius*, *L. pilicornis* oder *N. brevicollis*.

Im Vergleich der Nutzungstypen bleibt festzuhalten, dass fast alle der hier als wertgebend ermittelten Arten auf den Schweineweiden vorkommen und entsprechend der bereits betrachteten Parameter das Referenz-Grünland⁴⁸ die geringste Wertigkeit aufweist.

6.5.2 Individuelle Fitness

Als Modellorganismus zur Betrachtung der Fitness dient hauptsächlich der Große Bombardierkäfer (*Brachinus crepitans*), der in großer Zahl am Schmandberg gefangen wurde. Auffällig ist zum einen der für viele Laufkäfer typische Geschlechtsdimorphismus (Desender et al. 1986). So sind, unabhängig von der Nutzung, die Weibchen durchgehend schwerer (t-Test; df=645; T=-5,85; p<0,001). Es ergeben sich in Bezug auf das Trockengewicht auch signifikante Unterschiede zwischen Schweineweiden und Referenzflächen (ANOVA; df=3; F=24,7 bzw. 21,0; p<0,001, s. Tab. 33). Besonders scheint der Bombardierkäfer von der intensiven Wühltätigkeit und den dadurch entstehenden größeren Offenbodenflächen auf der Herbstweide zu profitieren. Neben der dort gezeigten höheren Aktivitätsdominanz (Kap. 4.2.1.2) sind die Tiere signifikant schwerer als auf Brache und Frühjahrsweide. Eine Sonderstellung nimmt der bereits erwähnte Wildacker ein, hier treten unabhängig vom Geschlecht die durchschnittlich höchsten Biomassen auf.

Dies zeigt, dass das lokale Pflegeziel zur Substitution einer extensiven Ackernutzung mit Erhalt der typischen Artengemeinschaften auf Trockenstandorten am besten mit einer zeitlich begrenzten Beweidung im Herbst zu erzielen wäre.

⁴⁸ Der Schmandberg stellt einen Sonderfall dar, da eigentlich kein Referenzgrünland im Untersuchungsprogramm enthalten ist. Für diese Auswertung wurde ein angrenzender Wildacker hinzugezogen, der eine geeignete Referenznutzung darstellt und insgesamt eine höhere Wertigkeit als die Brache erzielt.

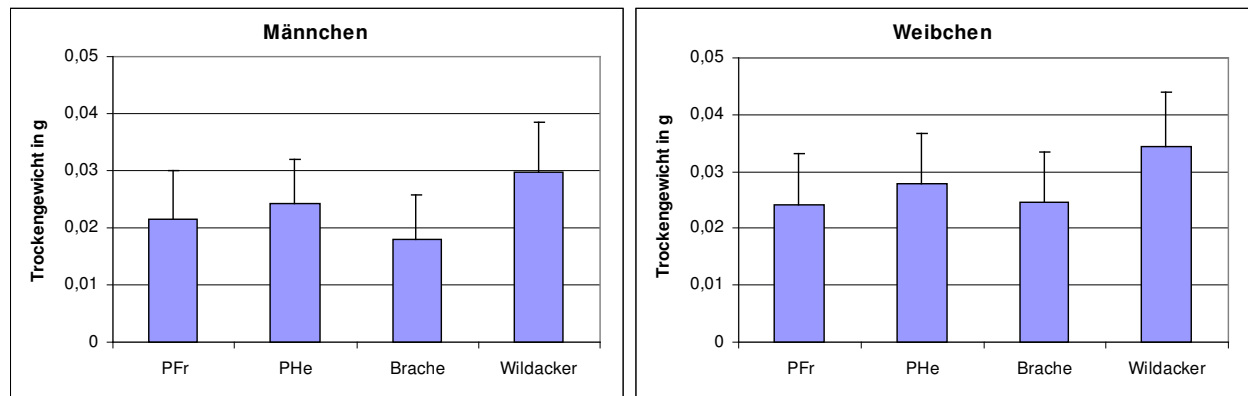


Abb. 71: Biomasse (Trockengewicht in g) von *Brachinus crepitans* mit Standardabweichung, getrennt nach Geschlechtern am Standort Schmandberg (2001 + 2002) (n=623).

Abk.: PFr/PHe = Schweineweide mit Frühjahrs- bzw. Herbstbeweidung.

Tab. 33: Ergebnisse des LSD Post hoc-Tests zur Biomasse von *Br. crepitans* am Schmandberg (s. Abb. 71). Signifikanzniveau (p, 2-seitig): *** <0,001; * <0,05; (*) <0,1.

Abk.: PFr/PHe = Schweineweide mit Frühjahrs- bzw. Herbstbeweidung.

Männchen					
Weibchen		PFr	PHe	Brache	W.Acker
	PFr		*	(*)	***
	PHe	*		***	***
	Brache	n.s.	(*)		***
	W.Acker	***	***	***	

Dass die Schweinebeweidung nicht grundsätzlich für alle Lebensräume und die dort typischen Arten mit einer Steigerung der individuellen Fitness verbunden sein muss, zeigt das Beispiel des Goldlaufkäfers (*Carabus auratus*, Abb. 72). Dieser auf schwere Böden angewiesene Bewohner der Agrarlandschaft erreicht auf einer extensiv genutzten Mähwiese in Lenzen im Mittel aller Untersuchungsjahre höhere Biomassen als auf der angrenzenden Schweineweide (t-Test; Männchen: df=148; T=2,5; p<0,05; Weibchen: df=106; T=2,38; p<0,05). Gleichwohl war auf den Schweineweiden (PF) über die Jahre eine signifikante Zunahme des durchschnittlichen Gewichts festzustellen (Männchen: ANOVA; df=68; F=12,14; p<0,001; Weibchen: ANOVA; df=48; F=3,61; p<0,05).

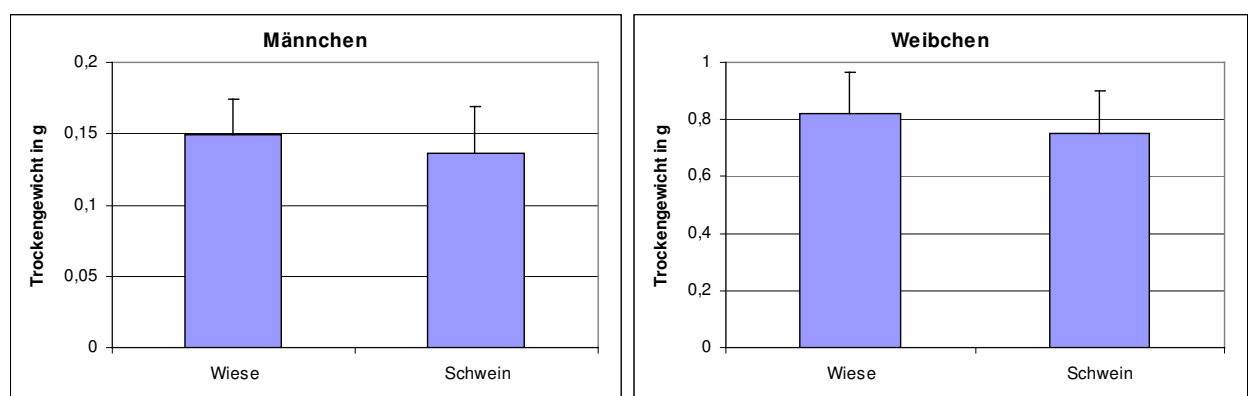


Abb. 72: Biomasse (Trockengewicht in g) von *Carabus auratus* mit Standardabweichung, getrennt nach Geschlechtern am Standort Lenzen in den Jahren 2000 bis 2002 (n=258).

6.6 Diskussion

6.6.1 Die Stellung der Schweineweide in der Kulturlandschaft

Zu Beginn dieses Diskussionskapitels wird der Frage nachgegangen, ob die Laufkäfergemeinschaften der Schweineweiden Grünland oder Acker näher stehen. Im Anschluss daran werden anhand des lokalen Artenpools der Landschaftsbezug, wichtige Aspekte der Ausbreitung und Neubesiedlung sowie die Bedeutung von Störstellen in Grünlandökosystemen erörtert.

Acker oder Grünland?

Die im Rahmen dieser Arbeit untersuchten extensiv genutzten Schweineweiden weisen aus Sicht der Fauna sowohl Charakteristika von klassischen **Grünlandbiotopen** als auch von **Äckern** bzw. Ackerbrachen auf.⁴⁹ So verschwindet bspw. die Grasnarbe je nach Weidemanagement im Winter fast vollständig (vgl. Kap. 4.3.1). Auch während der Vegetationsperiode bilden sich bevorzugt Dominanzbestände einzelner Pflanzenarten heraus (Linhard et al. 2005), die nur wenig Ähnlichkeit mit klassischen Wiesen- oder Weiden aufweisen und als typisch für Pionierlebensräume gelten. Diese Grünlandgesellschaften gehen auf allen untersuchten Schweineweiden quantitativ zurück (ebd.). Die Unterschiede in Vegetationszusammensetzung und -struktur sind neben standörtlichen Differenzen (Bodenart, -feuchte) für die Besiedlung durch Laufkäfer und eine Vielzahl anderer Invertebratentaxa entscheidend (Dennis 2003; Morris 2000).

Insgesamt gibt es einige Arten, die gleichermaßen dominant auf Schweineweide und Acker auftreten. In der Bruchtaue sind dies *Pt. melanarius*, *B. tetracolum*, *C. fossor* und *Ag. muelle-ri*; auf dem Schmandberg *Br. crepitans*, *Ps. rufipes*, *O. puncticeps* und *H. affinis*.⁵⁰ Beide Male macht die Cluster-Analyse deutlich, dass die Äcker eine eigenständige Gemeinschaft besitzen (vgl. Abb. 65, Abb. 66). Dies ist besonders am Schmandberg sehr ausgeprägt; in der Bruchtaue legen die Ergebnisse tatsächlich eine intermediäre Stellung der Schweinefläche zwischen Acker und Brache nahe.

Am Schmandberg, bei dem keine Referenzgrünlandfläche im Untersuchungsprogramm enthalten war, lassen sich diese Ergebnisse anhand von Vergleichen mit Literaturdaten untermauern (Grosskopf 1989; Holste 1974). Die für die Kalkmagerrasen, welche strukturell und standörtlich die entsprechende Grünlandgesellschaft darstellen, im Weserbergland als typisch ermittelten Laufkäferarten, wie *Call. lunatus*, *Cic. campestris*, *Pan. bipustulatus*, *O. azureus* und *O. puncticollis*, sind mit ihren Vorkommen auf die Schweineweiden beschränkt und belegen deshalb auch hier im Sinne der Ausgangshypothese die Nähe zum Grünland i.w.S. (vgl. auch Hill et al. 2004).

⁴⁹ Hierbei spielt natürlich der Ausgangszustand des Untersuchungsstandorts eine wichtige Rolle. Der Schmandberg stellt demnach eine Ackerbrache dar.

⁵⁰ Wobei die Erstgenannten auf dem Wildacker deutlich höhere Aktivitätsdominanzen erreichen.

Interessanterweise entspricht die vermittelnde Stellung der Schweineweide hinsichtlich der Laufkäferzönose auch dem historischen Kontext. Die Schweinehut als eigene Flächennutzung dürfte weitgehend auf die nassen, sumpfigen Bereiche (in den Auen) beschränkt gewesen sein, die aus Gründen der Tiergesundheit für andere Nutztiere nicht zugänglich waren (Keck 1927, vgl. Kap. 2).⁵¹ In allen anderen Allmende-Flächen existierte ein strenges Weideregime, das festlegte, wann welche Nutztiere Zugang zu den Weiden erhielten. Das Schwein nahm hierbei einen der hintersten Plätze ein (Beinlich 1996). In der Regel wird deshalb auch in Deutschland die Schweinebeweidung eine „aufgesattelte“ Nutzung gewesen sein, d. h. der Hirte konnte entsprechend der festgelegten Reihenfolge der Nutztiere die Schweine zur Nachlese auf Stoppelfelder oder Grünland treiben. Dies gilt im Wesentlichen auch für andere „zweitrangige“ Nutztiere, wie etwa Ziegen, Schafe oder Gänse. Einen bereits ausführlich geschilderten Sonderfall stellt die ökonomisch sehr bedeutende Eichelmast der Schweine im Wald dar (vgl. Kap. 2).

Landschaftsbezug

Um die auf den verglichenen Nutzungstypen ermittelte Artenvielfalt besser bewerten zu können, ist ein Blick „über den Tellerrand“ von Vorteil (vgl. Kap. 7). Erst unter Einbeziehung angrenzender Biotope lassen sich Artenpotenzial („Artenpool“), Besiedlungsquellen, die Neueinwanderung von Arten und die Durchlässigkeit der Landschaft einschätzen. Diesen Fragen ist in diversen Bereichen der Agrarlandschaft nachgegangen worden (z. B. Duelli et al. 1990b; Raths & Riecken 1999). Extensive Weidesysteme standen bislang jedoch nicht im Fokus der Untersuchungen.

Betrachtet man den im UG Bellersen (Standorte Bruchtaue + Schmandberg) anhand der Fallen-Transekte festgestellten **lokalen Artenpool**, so fallen mehrere Aspekte ins Auge:

- 1.) Die hohe Gesamtartenzahl von 114 Carabiden in einer „durchschnittlichen“ deutschen Mittelgebirgslandschaft bei einer Flächengröße von <10 ha.
- 2.) Die höchsten Artenzahlen werden in beiden Transekten auf den Schweineweiden erreicht. Dies korrespondiert mit den vergleichenden Ergebnissen, die bereits ausführlich in Kap. 4 dargestellt und diskutiert wurden.
- 3.) So gut wie alle Offenlandsarten sind in der Lage, die Schweineweiden zu besiedeln.
- 4.) Die extensive Schweinefreilandhaltung ermöglicht die Neuetablierung von wertgebenden Arten im Landschaftsraum (vgl. Kap. 6.6.2).

⁵¹ Inwieweit alte, züchterisch weniger weiterentwickelte Rassen mit den hinsichtlich Parasiten und Krankheiten ungünstigen Bedingungen der Auen besser zurechtkamen bzw. die Tierhalter mangels Alternativen das Risiko in Kauf nehmen mussten ist unklar. Allerdings zeigt das Bsp. der Saveauen in Kroatien, dass auf regelmäßig überschwemmten Auengrünland noch heute Schweine, Pferde, Milch- und Mutterkühe gemeinsam gehalten werden (Poschlod et al. 2002; Schneider-Jacoby & Ern 1990).

Bei der Bewertung der Gesamtartenzahl muss berücksichtigt werden, dass sich die Erfassung auf die Kulturlandschaft beschränkte und bestimmte Biotoptypen, z. B. Bachlauf, Siedlungen oder geschlossene Wälder, nicht berücksichtigt sind (vgl. Kap. 6.2.1). Wenn- gleich methodische Unterschiede hinsichtlich Erfassungszeitraum, Fallenaufbau etc. einen direkten Vergleich zwischen carabidologischen Studien verhindern, geben sie doch interessante Hinweise. So fing Maas (1999) im Einzugsgebiet der Ill (Saarland) auf ca. 1.000 ha mit 64 Fallenstandorten die exakt gleiche Artenzahl. Rathes & Riecken (1999) ermittelten im Drachenfelder Ländchen 100 Arten⁵², Dauber et al. (2005) in 465 ha Kulturlandschaft des Lahn-Dill-Berglands 95 Arten. Allerdings gelang es Duelli et al. (1989) auf einem einzigen Mais-Acker von 1,6 ha in der Schweiz innerhalb von 2 Jahren 76 Arten nachzuweisen. Ein weiteres Extrembeispiel, welches allerdings die Bedeutung von extensiver Beweidung und langer Biotoptradition vor Augen führt, geben Falke & Assmann (2001): im NSG „Borkener Paradies“ – einer alten Hudelandschaft mit ausgesprochener Biotopvielfalt – sind auf einer Fläche von ca. 30 ha insgesamt 137 Laufkäfer-Arten bestätigt.

Im Sinne des Projekt-Förderschwerpunkts „Alternative Methoden zum Erhalt von Offenlands-lebensräumen“ ist herauszustellen, dass die Schweineweiden praktisch alle regionaltypischen Laufkäferarten des Offenlands beherbergen. Es herrscht eine ausreichend hohe Strukturvielfalt, um geeignete Bedingungen für Carabiden ganz unterschiedlicher Biotope, wie etwa Grünland unterschiedlichen Feuchtegrades, Acker und bestimmter Uferstandorte, bereitzustellen. Als hilfreich erweist sich die Tatsache, dass die Biotopgrenzen der Schweineweide eine hohe Durchlässigkeit für die meisten Laufkäfer-Arten aufweisen, dies ist für Besiedlungsprozesse von großer Wichtigkeit (Collinge & Palmer 2002). Die Durchlässigkeit kann sowohl mit den Transekt-Daten als auch mit den Richtungsfallen nachgewiesen werden. Zudem erzeugt die praktizierte Schweinebeweidung keine so große Störungsfrequenz bzw. -intensität, dass eine nachhaltige Schädigung bestimmter Arten oder FG (*Carabus* spp.) festzustellen wäre. Auch die in den Richtungsfallen in Bellersen festgestellten Abundanzen liefern keinen Hinweis, dass ein evtl. Rückgang sehr großer, laufaktiver Laufkäfer möglicherweise durch Zuwanderung aus Nachbarbiotopen überdeckt wurde. Auf Windwurfflächen, einem ebenfalls störungsgeprägten Lebensraum, konnten waldbewohnende Carabiden die geänderten Umweltbedingungen ebenfalls überdauern (Bouget 2003). Insgesamt werden die Gemeinschaften von Störstellen eher durch Kolonisierungsprozesse und nicht durch Extinktion geprägt.

Ein ebenfalls hierfür heranzuziehendes Indiz stellen die Nachweise frischer, nicht ausgehärteter Käferindividuen dar (vgl. Anhang). Demnach konnten auf den Schweineweiden 40 Arten (z. B. *Car. granulatus*) bestätigt werden, während auf der Brache nur 17 Arten und im Referenzgrünland 16 Arten bestätigt wurden.⁵³ Die Mehrzahl reproduziert im Frühjahr (ca. 70 %), d. h. die Nachweise erfolgen im Herbst, was in etwa der im quantitativen Vergleich ermittelten Rate entspricht (vgl. Kap. 5.4.1). Nur bei drei Laufkäfern (*Ag. muelleri*, *C. collaris* und *Pt. strenuus*) war der Reproduktionsnachweis auf die Vergleichsflächen beschränkt.

⁵² Insgesamt 20 Flächen für 2 Jahre auf 2 Transekten; eines ca. 2 km, das andere ca. 0,5 km Länge.

⁵³ Ein Stück weit dürfte hierfür die z.T. höhere Fallenzahl auf den Schweineweiden verantwortlich sein – an der Grundaussage ändert dies aber nichts.

Auch dies bestätigt die Ausgangshypothese, dass die Schweinebeweidung den Erhalt des Offenland-Artenspektrums sicherstellen kann.

Die Etablierung neuer Arten im Landschaftsraum gelang sowohl in den feuchten Teilflächen der Bruchtaue Carabiden mit Bindung an schlammig-lehmige Ufer (z. B. *B. varium*, *D. luedersi*, *D. politus*) als auch am trocken-warmen Schmandberg (z. B. *Cic. campestris*). Auch Trautner (2006) betont die Fähigkeit von Wildschweinen, zur Bereicherung des lokalen Artenpools von Wäldern beizutragen: 20 % der Arten in Wildschweinsuhlen waren spezielle Störstellenbewohner, die ansonsten nicht in Waldbiotopen vorkommen könnten. Suominen et al. (2003) konnten in einer vergleichenden Studie zum Einfluss extensiver Rentierbeweidung in Lappland 40 % aller Käferarten nur auf beweideten Flächen nachweisen.

Die oben genannten Arten stehen hierbei stellvertretend für eine Gilde entsprechender Laufkäfer, die von den strukturellen Charakteristika der Schweineweiden profitieren. Dass der Anteil an Einwanderern nicht höher ist, liegt daran, dass für eine erfolgreiche Neubesiedlung ein entsprechendes Habitat alleine nicht ausreichend ist. Vielmehr müssen weitere Voraussetzungen gegeben sein, von denen die wichtigste das Vorhandensein geeigneter **Besiedlungsquellen** in der näheren Umgebung darstellt. In Bellersen, wie auch im gesamten Weserbergland sind gut erhaltene Halbtrockenrasen, die als Herkunftsort der anspruchsvolleren Arten des Schmandbergs in Frage kommen, nur noch vereinzelt anzutreffen. So liegen bspw. die nächsten bekannten Vorkommen von *Call. lunatus* in einer Entfernung von ca. 10 km bei Ovenhausen (Holste 1974). Dies schränkt das Spektrum von Neueinwanderern in dem hier betrachteten Zeitraum auf gut flugfähige und ausbreitungsstarke Arten ein – Bedingungen, die der zuerst im 2. Jahr registrierte *Cic. campestris* gut erfüllt (Turin 2000). Zusammen mit den ebenfalls vermehrt nachgewiesenen *Ag. sexpunctatum* und *B. lunulatum* zählt er auch in Windwurfflächen zu den Erstbesiedlern (Bouget 2003, Tab. 2).

Feuchtlebensräume, die als Spenderpopulationen fungieren können, sind regional häufiger. Hier reichen mitunter schon kleinflächige Vernässungsstellen in der Aue oder Kleingewässersufer aus, wie sie sich in 1 km Umkreis der Schweineweide an mehreren Stellen finden (unveröff. Kartierung). Müller et al. (1990) nennen für das Einzugsgebiet der Nethe, in welche die Brucht entwässert, immerhin fünf Vorkommen von *B. dentellum* (davon zwei innerhalb weniger km Entfernung), sowie je zwei Vorkommen von *B. varium* und *B. semipunctatum*. Für *B. articulatum*, ein ebenfalls zu erwartender Störstellenbesiedler, der aber nicht nachgewiesen wurde, fehlen möglicherweise Besiedlungsquellen. Die Art hat im Kreis Hörter einen klaren Schwerpunkt im weiter entfernten Wesertal (ebd.). Anhand der Ergebnisse der Richtungsfallen lässt sich ablesen, dass potenziell weitere Arten in der unmittelbaren Umgebung auftreten.

Insofern bereichert die Schweinebeweidung in Auen das Habitatangebot für diese Uferarten ganz entscheidend, da im normalen Grünland entsprechende nasse Störstellen, ephemere Kleingewässer etc. durch Nutzungsintensivierung praktisch verschwunden sind. Wenngleich nicht alle Strukturelemente eines Mittelgebirgsbachs bereitgestellt werden, z. B. schottrig-sandige Uferpartien mit *B. tibiale* und *Paranchus albipes*, trägt diese Nutzungsform ganz wesentlich zur Redynamisierung der Auen bei.

Ausbreitungs- und Etablierungsprozesse

Natürlich ist auch das aktive **Ausbreitungspotenzial** der einzelnen Arten für evtl. Neueinwanderungen oder Wiederbesiedlungen und damit für den langfristigen Erhalt lokaler Populationen mit entscheidend (den Boer 1986). Zahlreiche anekdotische Beobachtungen belegen die bisweilen weiten Flüge einzelner Arten (Chapman et al. 2005; Thiele 1977). Arbeiten, die sich konkret dieser Frage widmen, sind – vermutlich aufgrund der methodischen Schwierigkeiten – hingegen eher selten. Meijer (1974) fand in einem neuen Polder frisch eingeflogene Tiere überwiegend im Frühjahr bei einem größeren Weibchenanteil. Interessant in dieser Hinsicht sind die Ergebnisse von Lang & Pütz (1999) aus einem Nasspolder im Unteren Odertal: Hier konnten in Abhängigkeit vom Überschwemmungsgeschehen bei *Pt. vernalis* und *Pt. anthracinus* zwei Ausbreitungsmodi aufgezeigt werden. Wenngleich ersterer fast konstant makropter war, wurden keine fliegenden Individuen gefangen. Die Wiederbesiedlung winterlich überstauter Flächen erfolgte demnach laufend. *Pt. anthracinus* verhielt sich hingegen plastischer. Je nach vergangenem Hochwassereinfluss variierte die Flügellängenverteilung und neue Habitate wurden entsprechend laufend oder fliegend aufgesucht (vgl. auch Kap. 5.4.2).

In vielen Arbeiten wurden nur wenig Übereinstimmungen zwischen den Fängen von Bodenfallen und denen von Fenster- und Lichtfallen festgestellt (Duelli et al. 1990b; Wallin 1985). So betrug der Anteil an fliegend gefangenen, aber allochthonen Arten in den sehr gut untersuchten Niederlanden beachtliche 26 % (van Huizen 1990). Bouget (2003) fing bei seiner Studie an Windwurfflächen rund 35 % der Arten mit beiden Fallentypen, die Mehrzahl wurde nur in den Fensterfallen nachgewiesen. Daraus wurde geschlussfolgert, dass die meisten flugfähigen Laufkäferarten sich bevorzugt laufend ausbreiten (Duelli et al. 1990b; Kielhorn 2004). Auch aus der Flügellänge sind keine allgemeinen Rückschlüsse möglich, da nur die Beschaffenheit der metathorakalen Flugmuskulatur über das Flugvermögen Auskunft geben kann (vgl. Kap. 5.1.2). Selbst bei der konstant makropteren *Nebria salina*, die als Pionierart schnell auf veränderte Umweltbedingungen reagieren kann, wie z. B. gravierende Einschnitte in den Lebensraum aufgrund von Heide-Pflege, fanden den Boer & van Dijk (1994) bei 754 Tieren nicht ein einziges flugfähiges. Wie kompliziert die Verhältnisse in puncto Ausbreitung sein können, zeigen die Studien von van Huizen (1977) und Matalin (1994). Demnach bestehen sehr deutliche Unterschiede nicht nur zwischen den Arten, sondern auch zwischen den Geschlechtern, Altersstadien sowie im Jahresverlauf.

Auch konstant brachyptere Carabiden sind zum aktiven Ortswechsel bzw. Dispersal fähig. Die Laufleistungen werden allerdings stark vom Habitat bzw. dessen Raumwiderstand beeinflusst. Butterweck & Jeschke (2001) stellten bei *Abax parallelepipedus* max. 6 m/min fest. Besonders für *Carabus* spp. liegen weitere quantifizierbare Angaben vor: sie legen im Mittel zwischen 5 und 50 m/24 h zurück, max. ermittelte Distanzen betragen 132 m (Zusammenstellung bei Anderßon 2005). In Ausnahmefällen sind auch mehr als 1.000 m möglich (den Boer 1970); für kleinere Arten ist von entsprechend geringeren Werten auszu-

gehen.⁵⁴ Neben aktiver Ausbreitung kann bei diesen Arten je nach Lebensraum (z. B. für Auenbewohner) das passive Dispersal eine größere Rolle spielen. Insofern kann es nicht überraschen, dass (bislang) keine flugunfähigen Arten unter den „Profiteuren“ der Managementmaßnahme zu finden sind. Die Hoffnung, eine Neueinwanderung mit Hilfe der Richtungsfallen belegen zu können, erfüllte sich nicht.

Persigehl et al. (2004) schildern ausführlich die Kolonisation restituierter Dünengebiete im Emsland. Während bei sehr flugaktiven Arten Nachweise bereits kurz nach dem Ende der Baumaßnahme festzustellen waren, können auch flugunfähige Laufkäfer auf natürlichem Wege einwandern. Sie benötigen dafür allerdings deutlich länger. Die Modellart *Poecilus lepidus* trat erst im 2. Jahr nach der Restitution in größerer Zahl auf. Durch den Wiederfang markierter Individuen konnten die Autoren zeigen, dass hierbei Minstdistanzen von 250 m in einem Zeitraum zwischen 18 und 37 Tagen zurückgelegt wurden. Dass diese Prozesse mitunter auch deutlich länger dauern können, zeigt ein Beispiel aus Holland (van Dijk 1986, in Blake et al. 1996): Nach der Extensivierung einer Ackerfläche mit dem Entwicklungsziel Heide waren auch nach 12 Jahren kaum stenotope Heidearten aus einer benachbarten Fläche eingewandert. Die typischen Ackerbewohner waren hingegen schnell verschwunden.

Weiterhin ist besonders bei bodengebundener laufender Ausbreitung die **Landschaftsstruktur**⁵⁵ von hoher Relevanz: je nach Habitatansprüchen können „ausgeräumte“ Agrarräume kaum überwindbare Hindernisse darstellen. Bspw. berichtet Basedow (1998), dass es 14 Jahre dauerte, ehe *Car. auratus* eine nach Pestizid-Anwendung verwaiste Fläche wiederbesiedeln konnte. Im Umkehrschluss besteht in abwechslungsreichen Landschaften, wie z. B. dem Lahn-Dill-Bergland (Hessen), ein überraschend hohes Maß an genetischem Austausch beim Goldlaufkäfer (Sander et al. 2006). Besonders für stenotope Arten – z. B. von Wäldern oder Heiden – ist die Ausgestaltung entsprechend nutzbarer Korridore von entscheidender Bedeutung. Nach Vermeulen (1995) besteht für Heidearten ein klarer Zusammenhang zwischen Korridorbreite und der Länge der Einwanderungsstrecke. Ähnliches zeigt sich bei Hecken als Vernetzungselement für waldbewohnende Carabiden (Glück & Kreisel 1988; Gruttke 1994; vom Hofe & Gerstmeier 1997). Angesichts dieser Rahmenbedingungen sind die bereits erzielten Ergebnisse auf den Schweineweiden erfolgversprechend, eine längerfristige Kontrolle der Entwicklung aber wünschenswert.

Die an den Standorten Bruchtaue und Schmandberg eingesetzten **Richtungsfallen** belegen in erster Linie den frappierenden Wechsel der Artenzusammensetzung auf kleinem Raum und die große Bedeutung struktureller Unterschiede in den betrachteten Biotopgrenzen. Hervorzuheben ist hierbei der Ufergehölzsaum, der sich vom Artenset sehr deutlich von den Offenlandslebensräumen abgrenzt. Mehrere typische Waldarten treten nur hier auf, etwa *Pt. oblongopunctatus*, *Molops* spp., *Trichotichnus laevicollis*, welche die Schweineweide nicht besiedeln konnten. Auch Kielhorn (2004) ermittelte zwischen verschiedenen alten Jungaufforstungen klare Verteilungsgradienten, die im Zusammenhang mit den angrenzenden Lebensräumen standen.

⁵⁴ Schreiner (2007) ermittelte bspw. bei *Elaphrus uliginosus* eine maximale Tagesausbreitung von 6 m.

⁵⁵ Vgl. zu diesem Thema die abschließende Diskussion in Kap. 7.

Es gelang nicht, anhand der Richtungsfallen das bodengebundene Einwandern neuer Arten zu belegen. Grundsätzlich wird die Einwanderungswahrscheinlichkeit von zwei Faktoren bestimmt: 1.) der Größe bzw. Form des zu besiedelnden *Patches*, welches das Ausmaß an Grenzlinien bestimmt und 2.) der Durchlässigkeit der Biotopgrenze bzw. des Ökoton (Collinge & Palmer 2002). In einem experimentellen Ansatz konnten die Autoren zeigen, dass entsprechend der theoretischen Überlegungen mehr Käfer die weniger scharfe Grenze überquerten und dann auch in größerer Zahl in die grenzlinienreichere Fläche einwanderten. Bei scharfer Grenze zeigte sich kein Unterschied hinsichtlich der *Patch*-Form. In meiner Untersuchung bestand überraschenderweise immer die höchste Aktivität der Laufkäfer an den schärfsten Biotopgrenzen (Ufergehölzsaum : Schweineweide bzw. Herbstweide : Brache). In Freilandstudien scheint die Nachweischance von Einwanderungsereignissen eingeschränkt zu sein, da auch andere Autoren hier keine klaren Ergebnisse erzielen konnten (Kielhorn 2004; Mossakowski & Främbis 1993). Auf die speziellen Schwierigkeiten bzgl. der Besiedlungsquellen bzw. dem Ausbreitungspotenzial wurde bereits ausführlich eingegangen. Evtl. war aber auch das betrachtete Zeitfenster von einem Jahr zu kurz, um solche Ereignisse feststellen zu können.

Generell bestehen entlang der Schweineflächen umfangreiche Austauschbeziehungen über die Biotopgrenzen hinweg. „Gerichtete“ Wanderbewegungen⁵⁶ einzelner Laufkäferarten wurden nur in Einzelfällen festgestellt (Tab. 27) – vorhandene Unterschiede wurden z.T. aber von den verschiedenen Ökotonen überlagert. Auf höherem taxonomischen Niveau sind solche „Ortswechsel“ bereits belegt, z. B. für Spinnen (Duelli et al. 1990b), Asseln oder Landschnecken (Hill et al. 2005b). Duelli et al. (1989) ermittelten mit baugleichen Richtungsfallen bei Laufkäfern eine Netto-Einwanderung in einen kleinen Mais-Acker von im Mittel 20 %, die mit der Körpergröße in Zusammenhang stand. Je kleiner die Tiere, desto größer die Immigrationsrate.

Häufiger beschrieben sind saisonale Biotopwechsel, z. B. zwischen Fortpflanzungs- und Überwinterungsquartieren (Basedow 1994; Dennis & Fry 1992; Fazekas et al. 1998; Glück & Kreisel 1988; Knaust 1987), oder solche als Resultat exogener Faktoren, z. B. Landnutzung (Duelli et al. 1990b) oder Witterungsereignissen. Bspw. konnte Knaust (1987) bei *Car. nemoralis* nicht nur Habitatpräferenzen für Wald- gegenüber Feldflächen anhand größerer Rückwanderungsraten im Herbst feststellen, sondern auch in einer Sandgrube eine sich ändernde Raumnutzung in der Folge von längeren Trockenperioden (Knaust 1986). Denkbar wären Effekte der Schweinebeweidung, die sich besonders auf dem saisonal genutzten Schmandberg hätten abzeichnen können. Allerdings wurden keine Auswirkungen der Managementeinflüsse auf Artniveau festgestellt. Möglicherweise war hierfür der betrachtete Zeitraum während der Hauptaktivitätsphase der Carabiden nicht ausreichend, da nicht alle Einflussfaktoren (z. B. Getreideernte in Bruchtaue, Schweineauftrieb im Frühjahr am Schmandberg) genau erfasst wurden. Hier besteht demnach weiterer Untersuchungsbedarf. Dass sich

⁵⁶ Inwiefern solch gerichtete Wanderbewegungen das Ergebnis von produktivitätsbedingt unterschiedlichen Immi- und Emigrationsraten verschiedener Habitats oder struktureller Unterschiede zwischen den Flächen sind, lässt sich anhand der Richtungsfallen nicht abschließend klären.

durch Ackerbearbeitung quantitative Verschiebungen in den Aktivitätsdichten bei Laufkäfern und anderen epigäisch aktiven Artengruppen ergeben, zeigten Duelli et al. (1990b).

Erschwerend in der Interpretation der Ergebnisse kommt hinzu, dass die Bewegungsmuster von Laufkäfern in Abhängigkeit von z. B. Beutedichte oder Hunger stark differieren (Müller & Kaschuba 1986; Wallin & Ekblom 1994). Unterschieden werden gerichtete Ortswechsel („*directed movement*“) und der unspezifische, zur Nahrungssuche dienende „*random walk*“ (z. B. Baars 1979b). Auch geschlechtsspezifische Unterschiede sind beschrieben – während der Fortpflanzungsperiode gelten die Männchen allgemein als aktiver. Der Einsatz von Vergleichsfallen auf den Schweineweiden, mit denen eine Unterscheidung dieser Bewegungsmuster erleichtert worden wäre, scheiterte an der Neugier und dem Zerstörungstrieb der Tiere.

Störstellen im Grünland

Störstellen zählen zum natürlichen Bestandteil von Graslandökosystemen. Sie werden nicht nur durch die Wühltätigkeit von Wild- oder Hausschweinen hervorgerufen, sondern treten bei größeren Weidetieren durch Tritt oder andere spezielle Verhaltensweisen auf, z. B. das Wälzen von Pferdeartigen. Selbst wesentlich kleinere Tiere können zur Strukturierung des Grünlands beitragen: Beispiele sind Maulwurf, Kaninchen oder Wiesenameisen, deren aufragende Solarien als Indikator für eine extensive Nutzung herangezogen werden können (Kiechle 1995).

Aus produktionstechnischer Sicht gilt jegliche Form von Bodenverwundungen im Grünland als unerwünscht. Das Abschleppen von Wiesen und Weiden im Frühjahr ist deshalb normaler Bestandteil einer landwirtschaftlichen Nutzung, mit dem Ziel, eine einförmige und homogene Grasnarbe zu erhalten. Demgegenüber ist die strukturelle Vielfalt, die von diesen überwiegend kleinen Stör-Patches hervorgerufen wird, für den Erhalt der Artendiversität im Grünland von besonderer Bedeutung (Dennis 2003, Vickery et al. 2001). Bei Tagfaltern ist vielfach beschrieben, dass bestimmte Arten, besonders solche mit hohem Gefährdungsgrad, durch sie profitieren (Fartmann 2006; Weidemann 1999). Dass hierbei verschiedene Tierarten eine landschaftsgestaltende Rolle einnehmen, ist ebenfalls an zahlreichen Beispielen belegt. Auf Magerrasen in England unterliegt z. B. die kleinräumige Vegetationsdynamik dem Einfluss von Kaninchen (Eldridge & Simpson 2002). Die speziellen Auswirkungen von Wühlverhalten oder Tritt bei größeren Weidetieren auf die Phytodiversität sind etwa bei Rothirsch (Petrak 1998), Wildschwein (Simon & Goebel 1999; Treiber 1997) und Elch (Dordel 2004) beschrieben. Bei der Fauna liegen Beispiele von Elch (Melis et al. 2006b) sowie Rothirsch und Wildschwein vor (Bönsel 1999; 2001; Simon & Goebel 1999).

Die geschilderten Effekte manifestieren sich in der Mehrzahl der genannten Arbeiten auf *Plot*-Ebene, d. h. auf die α -Diversität der untersuchten Grasland-Biotope. Die geschilderte Bereicherung der Artenvielfalt bestätigt sich auch in dieser Arbeit und wurde bereits ausführlich diskutiert (s.o., Kap. 4.4.1). Vergleichsweise weniger im Fokus standen die Effekte im einzelnen Störungs-*Patch*. Poschlod & Ittel (2005) konnten belegen, dass auf Schweinewei-

den in Kroatien einzelne Wühlstellenbereiche in unterschiedlichem Maße als Keimnische für verschiedene Pflanzenarten dienen. Eine besondere Bedeutung ermittelten sie für den Randwall.

Aus Sicht der Fauna gestaltet sich eine Untersuchung dieser Prozesse aufgrund der geringen Flächengröße und der Mobilität der Studienobjekte schwieriger – die Ergebnisse sind nie ganz vom Kontext der Umgebung zu lösen. Trotzdem wurde zu Beginn die Hypothese formuliert, dass die Kompartimente einer Wühlstelle von verschiedenen Laufkäfer-Arten mit unterschiedlicher Aktivität aufgesucht werden. Tatsächlich lassen sich für einige Arten, besonders in der Bruchtaue (größere Stichprobe!), Aktivitätsschwerpunkte für einige der Kleinbiotope feststellen. Signifikant häufiger in der vegetationslosen Senke war mit *B. tetracolum* ein Laufkäfer, der auch eine besonders hohe Korrelation mit der „Rohboden“-Achse der Ordination der Gesamtfallenfänge aufwies ($r=0,8$). Für die grabende Lebensweise der ebenfalls signifikant häufigeren *C. fossor* ist ein höherer Offenbodenanteil ebenfalls von Vorteil (Desender 1983). Bemerkenswert ist die an beiden Standorten vorhandene Häufung von auf Collembolen spezialisierten Arten auf dem Randwall. Dies trifft sowohl auf die funktionellen Gruppen (Abb. 69) als auch auf einzelne Arten zu – *B. lampros* und *L. pilicornis* erreichten hier signifikant höhere Aktivitäten. Mögliche Gründe könnten in der besseren Erreichbarkeit potenzieller Beuteorganismen zu finden sein. Für die i.d.R. optisch jagenden Collembolen-Spezialisten werden durch die aufgelockerte bzw. fehlende Vegetation die Bedingungen verbessert (Telfer et al. 2000). Auch in Wald-Ökosystemen wirken sich Störstellen, z. B. Windwürfe, positiv auf die Artenvielfalt aus und ermöglichen das Einwandern von Offenlandsbewohnern. Interessanterweise ist auch bei typischen Waldcarabiden eine artspezifisch differenzierte Aktivität festzustellen (Bouget 2003).

In den Wühlstellen lassen sich bezüglich der Artenvielfalt sehr deutliche Unterschiede feststellen: die *Rarefaction*-Kurve der Bruchtaue belegt, dass der Randwall signifikant höhere Artenzahlen aufweist (Abb. 68). Ökologisch bedeutsamer ist die Tatsache, dass auch die funktionelle Diversität des Randwalls an beiden Standorten überwiegt. Hier werden jeweils mehr FG (sensu Cole et al. 2002) mit einer zudem ausgeglicheneren Dominanzverteilung realisiert als in der Senke bzw. dem „normalen“ Grünland (Abb. 69). Demnach lässt sich subsumieren, dass die Wühlstellen in erheblichem Maße für die beobachtete Zunahme der Vielfalt der Schweineweiden verantwortlich sein dürften.

Poschlod & Ittel (2005) Die hinsichtlich der Wühlstellen erzielten Ergebnisse liefern neue Denkanstöße im Hinblick auf das Vorkommen von „Feldarten“ (sensu Thiele 1977) in der mitteleuropäischen Naturlandschaft. Als evolutiver Ursprungsort der Laufkäfer gelten dynamische Uferhabitate mit kleinen, flugfähigen Tieren (Erwin 1979). Die Größenzunahme und der Verlust der Flugfähigkeit gelten als sekundäre Entwicklung im Zuge der Besiedlung stabilerer Lebensräume (den Boer et al. 1980). Unabhängig von der kontrovers diskutierten Frage, welches Ausmaß die Waldbedeckung in Mitteleuropa vor der Ausbreitung des Menschen hatte, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll⁵⁷, dürfte sich das Vorkommen

⁵⁷ Neben der klassischen, überwiegend von vegetationskundlicher Seite vertretenen Auffassung einer fast vollständigen Waldbedeckung (Ellenberg 1996) hat in jüngerer Zeit die so genannte „Megaherbivoren-Theorie“

der typischen Offenlandsarten („Feldarten“) im Wesentlichen auf die großen Flussauen und einige Sonderstandorte konzentriert haben. Eine ganze Reihe von (euryöken) Laufkäfern mit Bindung an vegetationsarme Standorte sind in der Lage, sowohl entsprechend strukturierte Uferpartien als auch Ackerflächen zu besiedeln – die so genannte Litorea-Fauna (sensu Tischler 1958). Typische Vertreter, die auch in dieser Untersuchung auftraten sind *B. tetracolum*, *As. flavipes* oder *L. pilicornis*. Während sie heutzutage zu den am weitest verbreiteten und häufigsten Arten zählen, wäre anzunehmen, dass ihre Verbreitung vor der Ausweitung der Landwirtschaft arg limitiert gewesen sein dürfte.

Allerdings zeigen die vorliegenden Ergebnisse, dass genau diese Arten von den schweineinduzierten Störstellen im Grünland profitieren und wahlweise häufiger in der Wühlstellen-senke (*C. fossor*, *B. tetracolum*) oder auf dem Randwall (*L. pilicornis*, *D. globosus*) auftreten.⁵⁸ Auch Trautner (2006) konnte in Wildschwein-Wühlstellen im Wald zahlreiche dieser Arten nachweisen.

Aufgrund der weiten Verbreitung des Wildschweins und anderer großer Pflanzenfresser in der Naturlandschaft (Geiser 1992) sowie der bereits sehr frühzeitig erfolgten Domestikation des Hausschweins (vgl. Kap. 2) kann deshalb davon ausgegangen werden, dass entsprechende Störstellen so weit verbreitet waren, dass für die genannte Artengruppe auch vor den großen Waldrodungen durch den Menschen geeignete Lebensbedingungen in größeren Landschaftsausschnitten bestanden. Darüber hinaus dürfte die Vegetationsstruktur (prä-)historischen Grünlands nicht mit den Wiesen und Weiden heutiger Prägung zu vergleichen sein. Extensive Nutzung (keine Düngung, keine Weidepflege etc.) und standörtliche Vielfalt dürften eine inhomogene und lückige Grasnarbe nach sich gezogen haben, die ebenfalls das Auftreten von Arten begünstigte, die nach heutigen Gesichtspunkten als untypische Grünlandbewohner gelten.

6.6.2 Schweinebeweidung als Managementmaßnahme?

Wertbestimmende Parameter

Eine der zentralen Arbeitshypothesen des Forschungsvorhabens war die Annahme, dass die spezifischen Eigenheiten des Weidetiers Schwein bei geringen Besatzdichten neue Habitatstrukturen im Grünland schaffen, die eine Zunahme der Artenzahl nach sich zieht. Dies konnte sowohl in der vorliegenden Arbeit anhand der Laufkäfer (Kap. 4), aber auch bei blütenbesuchenden Insekten (Tagfalter, Schwebfliegen, vgl. Köstermeyer et al. 2005), Pflanzensauger (Zehm et al. 2004) sowie der Vegetation (Neugebauer 2004) gezeigt werden. Gleichzeitig wurde vermutet, dass von den extremeren Standortbedingungen auch eng

zahlreiche Anhänger gefunden, die aufgrund des Einflusses großer Pflanzenfresser von einer park- bzw. savannenartig aufgelockerten Landschaft ausgeht (Geiser 1992, Bunzel-Drücke et al. 2002, Vera 2002).

⁵⁸ Aufgrund der Kleinräumigkeit der betrachteten Struktur – Wühlstellen erreichen nur selten eine Größe von mehr als 0,5 m² – und der vergleichsweise hohen Mobilität der Laufkäfer sind bei dem zu erwartenden Artenspektrum der Aussagetiefe gewisse Grenzen gesetzt.

eingemischte, also stenotope Laufkäfer (z. B. Rohbodenspezialisten) gefördert werden sowie solche, deren Bestände rückläufig sind (Rote Liste-Arten). Nur unter Berücksichtigung dieser anspruchsvollen Carabiden ist eine naturschutzfachliche Bewertung der Managementmaßnahme „Extensive Schweinefreilandhaltung“ sinnvoll durchzuführen, da reine Artenzahlen oder Diversitätsmaße noch kein wertbestimmendes Kriterium darstellen (Büchs 2001; Riecken & Schröder 2002). Auch in weiteren Forschungsvorhaben, die extensive Beweidungssysteme analysierten, wurden Laufkäfern für eine naturschutzfachliche Bewertung herangezogen (Anders et al. 2004; Lederbogen et al. 2004; Lehmann et al. 2004b; Schulz 2002, u.a.).

Tatsächlich erweisen sich die Schweineweiden als der Nutzungstyp mit der höchsten Zahl an **gefährdeten Arten**. Von den insgesamt festgestellten 53 Laufkäfer-Arten der Roten Liste treten 43 auf den Schweineweiden, aber nur 29 auf der Brache und 15 im Referenzgrünland auf. Dass diese Veränderungen ein Ergebnis der Wühltätigkeit der Schweine darstellen, lässt sich anhand der zeitlichen Entwicklung nachvollziehen: nur hier kommt es im Verlauf der drei Untersuchungsjahre zu einer deutlichen Zunahme des Anteils an „stark gefährdeten“ Arten. Eine größere Zahl gefährdeter Laufkäfer-Arten als Folge der Etablierung einer extensiven Rinderbeweidung meldet Schulz (2002).⁵⁹

Auch an den einzelnen Standorten bestätigt sich dieses Bild im direkten Vergleich der Nutzungstypen, wobei die Unterschiede am trockenen Schmandberg und in Tierungen deutlicher ausfallen (Tab. 30). Dies weist darauf hin, dass die Schaffung von Rohbodenbereichen vor allem in Biotopen mit einem hohen Potenzial an stenök thermo- und xerophilen Laufkäfer-Arten, z. B. Halbtrockenrasen oder Heiden, eine positive Wirkung entfaltet. In Feuchtlebensräumen profitieren dementsprechend zum einen eher anspruchslose trockenheitsliebende Arten, die auch auf Äckern verbreitet auftreten können. Mit gefährdeten Arten ist hier weniger zu rechnen. Zum anderen können auch die Bewohner vegetationsarmer, schlammig-lehmiger Uferstandorte profitieren. Bestandsbedrohte Carabiden der Sümpfe und Nasswiesen finden hingegen auf den Brachen bessere Bedingungen vor, wenngleich sie i.d.R. auch weiter auf den Schweineweiden nachgewiesen werden können.

Die konkret nachgewiesenen Arten sind hierbei als Stellvertreter für bestimmte Anspruchstypen bzw. Gilden zu sehen, da eine potenzielle Neueinwanderung von zahlreichen weiteren Faktoren bestimmt wird (vgl. Kap. 6.6.1). Betrachtet man die ökologischen Ansprüche der von der Schweinebeweidung geförderten Arten genauer, so gliedern sie sich im Wesentlichen in drei Gruppen:

1. Arten trocken-warmer Standorte mit lückiger Vegetationsbedeckung, z. B. Magerrasen – typische Vertreter in dieser Arbeit sind *H. signaticornis*, *O. melletii*, *Cic. campestris*, *Call.*

⁵⁹ Insgesamt mag die geringe Anzahl an publizierten Studien überraschen, die zur Bewertung der untersuchten Managementmaßnahmen RL-Arten berücksichtigen. Vielfach wird ein positiver Effekt der Beweidung postuliert, aber nicht mit konkreten Daten untermauert. Allerdings ist der Anteil gefährdeter Carabiden in Grünlandbiotopen relativ gering. Kleijn et al. (2006) betonen die Notwendigkeit, in Zukunft bei der Erfolgskontrolle von z. B. Agrar-Umwelt-Programmen mehr auf die Bedürfnisse gefährdeter oder anspruchsvoller Arten einzugehen, anstatt auf reine Artenvielfalt abzustellen.

lunatus oder *A. equestris*. Dies ist aus den oben dargelegten Gründen die aktuell zahlenmäßig größte Gruppe. Andere Studien in entsprechenden Biotopen, z. B. Sandrasen oder *Calluna*-Heiden, haben ebenfalls auf die Bedeutung einer extensiven Beweidung für den Erhalt gefährdeter bzw. anspruchsvoller Laufkäferarten hingewiesen (Falke & Abmann 2001; Lehmann et al. 2004a; Lehmann et al. 2004b).

2. Arten vegetationsarmer, schlammig-lehmiger Uferstandorte – typische Vertreter in dieser Arbeit sind *B. varium*, *B. semipunctatum*, *D. politus*. Charakteristisch für Schweineweiden in Auen sind periodisch wasserführende Klein(st)gewässer mit tritt- und wühlbedingt weitgehend vegetationslosen, schlammig-lehmigen Ufern. Eine größere Gruppe ausbreitungsstarker, kleiner Laufkäfer-Arten, z. B. aus den Gattungen *Bembidion* und *Dyschirius*, findet hier geeignete Lebensbedingungen. Methodisch bedingt sind sie in dieser Arbeit unterrepräsentiert⁶⁰, da keine vergleichenden Handfänge erfolgten und der Einsatz von Bodenfallen im Wechselwasserbereich der Tümpel und Wühlstellen mit Schwierigkeiten verbunden ist.

Allgemein kann davon ausgegangen werden, dass entsprechende Kleinbiotope zur natürlichen Ausstattung von Bach- und Flussauen gehören und erst im Zuge von Regulierung und Meliorationsmaßnahmen weitgehend verschwunden sind (Frielinghaus 1994). Insofern simuliert die Schweinebeweidung bestimmte auendynamische Prozesse.⁶¹ Die Effekte sind in der Bruchtaue, die regelmäßig überschwemmt wird, ausgeprägter als in den binnendeichs gelegenen Flächen in Lenzen. Dies soll jedoch nicht darüber hinwegtäuschen, dass bestimmte Lebensräume der Bäche und Flüsse – insbesondere die unmittelbaren Uferbereiche mit Grobsubstrat (Sand, Schotter, Kies) – nicht auf den Auenlehmstandorten, die als Schweineweide in Frage kommen, zu substituieren sind. So konnten weder die für sandige Elbufer charakteristischen Ahlenläufer *B. argenteolum*, *B. velox* (vgl. Bonn & Kleinwächter 1999), noch die typischen Bewohner von Schotterbänken (*B. tibiale*, *B. monticola*) auf den Schweineflächen in der Bruchtaue festgestellt werden.

3. Arten des Auengrünlands an der Elbe – typische Vertreter in dieser Arbeit sind *A. strenua*, *Diachromus germanus*, *H. luteicornis*, *Pt. longicollis*, *Pt. macer*. Die Gründe für die Förderung dieser speziell auf die Lenzener Elbaue beschränkten Arten sind weniger eindeutig, wahrscheinlich aber auch in Schweine-induzierten strukturellen Veränderungen zu finden. So sind die ersten drei Arten ganz oder überwiegend phytophag. Auf den Schweineweiden herrscht aufgrund der heterogenen Vegetationsstruktur (Kap. 4.3) während des gesamten Aktivitätszeitraums der Käfer ein ausgeglicheneres Samenangebot, während die Brache von relativ einförmigen Seggenriedern eingenommen wurde.

Beide *Pterostichus*-Arten gelten als hygrophil und sind durch ihre abgeflachte Körperform

⁶⁰ Bspw. wurden in Lenzen die Charakterarten *Agonum marginatum* und *Dyschirius aeneus* nur per Handfang nachgewiesen.

⁶¹ Im Umkehrschluss untersuchte Armbruster (2002) die Auswirkungen von Fließgewässerrenaturierungen zum Erhalt von Offenlandsgemeinschaften. Auch wenn während des Betrachtungszeitraums keine Artenverluste auftraten, so ist mittelfristig in Abhängigkeit von der Gewässerdynamik von einer weitgehenden Bewaldung der Flächen und entsprechenden zönotischen Veränderungen auszugehen.

gut an eine unterirdische Lebensweise adaptiert (Lindroth 1985). Nach Müller (2001) beschränken sich die Nachweise beider Arten auf binnendeichs gelegenes Grünland, eine Unterscheidung hinsichtlich der Nutzung traf die Autorin nicht. In Brandenburg gelten sie als Besiedler von Äckern und Grünland in Auen (Scheffler et al. 1999); in westlichen Mittelgebirgen liegen die Hauptvorkommen auf Rohböden und Magerrasen (GAC 2008), so dass eine bestimmte Affinität zu Offenbodenflächen angenommen werden kann. Möglicherweise trägt die Wühltätigkeit zur Auflockerung des Bodens bei bzw. stellt durch aufgeschobene Randwälle und umgeklappte Grassoden besiedelbare Kleinstrukturen bereit, die in dieser Form auf den Vergleichsflächen fehlen. Diese Frage wäre im Zuge weiterer Mikrofallen-Untersuchungen zu klären.

Da die Vorkommen von *Pt. macer*, *Pt. longicollis* und *A. strenua* an der Elbe eine überregionale Bedeutung besitzen, geben die Ergebnisse erfolgversprechende Management-Hinweise für den Artenschutz.

Bei der Betrachtung der Zugehörigkeit der gefährdeten Arten zu bestimmten funktionellen Gruppen (FG) (sensu Cole et al. 2002) und der Entwicklung ihrer Aktivitätsdominanzen fällt auf, dass:

- auf den Schweineweiden zum einen phytophage Laufkäfer profitieren bzw. neu einwandern. Ein Schwerpunkt liegt auf nachtaktiven Arten der Harpalinae (FG 7), bei den überwiegend tagaktiven *Amara* spp. (FG 3) ist dies weniger ausgeprägt.
- weiterhin optisch jagende Carabiden (*Notiophilus* spp., *Cic. campestris*), die vielfach auf Collembolen spezialisiert sind (FG 4), auf den Weiden bessere Bedingungen vorfinden.
- sehr große und große Arten (FG 1 + 2) je nach Standort kaum Unterschiede zwischen den Nutzungstypen aufweisen.
- kleine bis mittlere, nachtaktive Generalisten (FG 6) – hier vertreten hauptsächlich durch *Bembidion* spp. – gleichermaßen auf Brache und Schweineweiden zunehmen. Im Referenzgrünland sind sie deutlich seltener.

Diese Befunde entsprechen weitgehend den bereits allgemein bzgl. im Rahmen der FG diskutierten Punkten. Die Beweidung öffnet die Vegetation, führt zum Abbau der Streuschicht und kann somit die Jagdbedingungen für optisch orientierte und laufaktive Laufkäfer begünstigen (Kap. 5.4.1). Ähnliches beschreiben Lehmann et al. (2004a) für *Cicindela hybrida*. Geradezu als Charakterart von extensiven Nassweiden kann *Elaphrus uliginosus* gelten, eine stark gefährdete und generell seltene Art, die ebenfalls diesem funktionellen Typ zuzurechnen ist. Er ist auf Störstellen, sei es durch Tritt oder Wühlen angewiesen (Schulz & Reck 2004) und besiedelt z. B. in Niedermoorgebieten metapopulationsartig meist nur sehr kleinflächige Habitat-Patches in geringer Dichte (Schreiner 2007). In entsprechend strukturierten Flächen kann diese Art auch durch Schweinebeweidung gefördert werden (Hill et al. 2005a).

Für phytophage Arten verbessert sich durch eine abwechslungsreichere Vegetationsstruktur und vermehrtes Aufkommen von Therophyten die Nahrungssituation (Kokta 1988, vgl. Kap. 5.4.1). Die Frage, inwieweit hier tatsächlich Unterschiede hinsichtlich des Aktivitätsrhythmus bestehen, verdient eine vertiefende Untersuchung.

Bei der Betrachtung weiterer wertbestimmender Parameter steht die Frage im Vordergrund, ob und inwieweit die Schweineweide als „Sonderbiotop“ in der modernen Kulturlandschaft einen höheren Anteil an **stenöken bzw. regional stenotopen Arten** beherbergt. Auch ist unklar, ob sich innerhalb des Betrachtungsraums solche Änderungen bereits bemerkbar machen können. Insgesamt ist der Anteil stenöker Laufkäferindividuen auf allen Nutzungstypen sehr klein. Das ist aufgrund der Tatsache, dass es sich um „normale“ Kulturlandschaftsbiotope handelt, nicht weiter verwunderlich. Allerdings bestehen zwischen Schweineweide und konventionell genutztem Grünland deutliche Unterschiede (Abb. 70). Auch von den als regional stenotop eingestuften Arten treten fast alle auf den Schweineflächen auf, während auf den Vergleichsflächen max. 70 % der Arten vorkommen.

Dieser Bewertungsansatz, der in abgewandelter Form auch bei Raths & Riecken (1999) Verwendung findet, erscheint mir eine lohnende Ergänzung zur in der Planungspraxis weit verbreiteten Beschränkung auf die Rote Liste. Besonders in der Kulturlandschaft ist das zu erwartende Spektrum an gefährdeten Laufkäfern vielfach gering, so dass keine differenzierenden Aussagen zu erwarten sind (vgl. Vowinkel 1996). Gleichzeitig sollte eine regionale Einstufung der Ansprüche der Laufkäfer-Arten ohne weiteres möglich sein, da in der Zwischenzeit zahlreiche entsprechende Typisierungen vorliegen (Gebert 2006; Irmeler & Gürlich 2004) bzw. in Kürze erscheinen (GAC 2008).

Tab. 34: Relative Bewertungsrangfolge der Nutzungstypen anhand verschiedener taxozönotischer Kriterien.

Parameter	Schweine- weide	Brache	Referenz- grünland
Artenzahl	I	II	III
Diversität (Arten, funktionell)	I	II	III
Anzahl RL-Arten	I	II	III
Anzahl RL-Individuen	I	I	III
Anzahl stenöke Arten	I	II	III
Relativer Anteil stenöke Individuen	I	I	III
Regional stenotope Arten	I	II	II
Gesamt	I	II	III

Nimmt man alle in dieser Arbeit betrachteten wertbestimmenden Parameter zusammen, wird die hohe naturschutzfachliche Bedeutung der extensiven Schweinebeweidung evident. In allen Kriterien liegt sie mit an der Spitze – die Referenzgrünlandflächen, bei denen es sich z.T. auch um Flächen des Vertragsnaturschutzes handelt, liegen deutlich an letzter Stelle.

Fitness

Die hinsichtlich der individuellen Biomasse untersuchten Käferarten zeigen 1.) einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus und 2.) signifikante Gewichtsunterschiede in Abhängig-

keit des Nutzungstyps. Auf die Tatsache, dass die Weibchen der meisten Arten schwerer sind, haben bereits Desender et al. (1986) hingewiesen. Besonders für die Weibchen ist ein guter Ernährungszustand von entscheidender Bedeutung, da ein direkter Zusammenhang zur Reproduktionsleistung besteht (Honek 1993). Deshalb kann die ermittelte Biomasse auch als guter Fitnessparameter betrachtet werden (vgl. auch Büchs et al. 1999).

Dass artspezifisch die größte Fitness einmal auf Schweineweiden (*Brachinus crepitans*) und einmal auf Mähwiesen (*Carabus auratus*) erreicht wird, lässt sich evtl. auf die autökologischen Ansprüche der betrachteten Käfer zurückführen. Demnach gilt der Goldlaufkäfer als ausgesprochen empfindlich gegenüber Störungen und einer intensiven Nutzung (Steinborn & Heydemann 1990). Im Vergleich verschiedener Anbauverfahren bevorzugte er jene mit der geringsten Bodenbearbeitung: Mulch- und Direktsaat (Volkmar & Kreuter 2006). Laut Döring & Kromp (2003) ist er die Laufkäfer-Art, die auf Getreideschlägen (Winterweizen) am meisten vom ökologischem Landbau profitiert. Schliemann (2007) ermittelte eine Korrelation zwischen Aktivität und Lückigkeit der Vegetation. Insofern entspricht die extensive Wiesenutzung mit lückiger Grasnarbe, wo er auch die höhere Aktivitätsdominanz erreicht (vgl. Kap. 4), eher seinen Erfordernissen. Nach Büchs (2001) erreicht er im Ackerbau stets auf Brachflächen die signifikant höchsten Gewichte – in Lenzen war die Brachfläche und die entsprechende Stichprobe zu klein, um sie in den Vergleich mit einzubeziehen. Allerdings sind die bei Büchs (2001) ermittelten Schwankungen zwischen den Jahren bereits wesentlich höher als die hier gemessenen Unterschiede. Einen Zusammenhang zwischen Störungszunahme und reduzierter Fitness schildern Weller & Ganzhorn (2004) bei *Car. nemoralis*: Entlang eines Urbanisierungsgradienten nahm die Körperlänge der Tiere signifikant ab.

Denkbar wären auch Prädationseffekte, da die Schweineweiden wesentlich höhere Wiesenbrüterdichten erreichen, für die Großlaufkäfer zu den bevorzugten Beutetieren zählen (z. B. Buchanan et al. 2006). Eine weitere Erklärung könnten standörtliche Unterschiede sein – in Lenzen überlagert ein Bodenfeuchtegradient z.T. die Effekte der Nutzungstypen (vgl. Kap. 4.2.2.4). Demnach konnte an der hygrophilen Art *Carabus clatratus* gezeigt werden, dass alleine die Wahl des Eiablageorts hinsichtlich der Bodenfeuchte die Körpergröße der Adulti bestimmt (Huk & Kuehne 1999).

Deutlich komplexer sind die Zusammenhänge beim Großen Bombardierkäfer (*Br. crepitans*). Dieser Nahrungsgeneralist ernährt sich, wie erst seit kurzem bekannt ist, larval parasitisch von den Puppen der Laufkäfer-Gattung *Amara* (Saska & Honek 2004). Während die beiden ersten Larvenstadien nur die Hämolymphe der Puppen saugen, verzehrt das letzte Larvenstadium den Großteil der Puppe mit den Mandibeln. Die Entwicklungsdauer der Larven beträgt 8-12 Tage (ebd.). Grundsätzlich treten zahlreiche *Amara*-Arten syntop mit *Br. crepitans* auf und kommen demnach als „Beute“ in Frage. Am hier untersuchten Schmandberg war das eudominante Auftreten von *Amara aenea* auf allen Teilflächen auffällig. Die Aktivitätsdichte beider Arten korreliert räumlich miteinander, mit Ausnahme des angrenzenden Wildackers, wo *A. aenea* praktisch fehlt und *Br. crepitans* die höchste Aktivität bei gleichzeitig höchster individueller Biomasse aufweist.

Mit den zur Verfügung stehenden Daten lässt sich das komplizierte Beziehungsgeflecht beider Arten aus unterschiedlicher Nutzung, Parasitierung, Aktivität, larvaler und adulter Fitness nicht entwirren. Hilfreich für die Interpretation wären Richtungsfallen zwischen Wildacker und Schweineweide gewesen, um zu erkennen, ob eine unterschiedliche Raumnutzung der Imagines (z. B. Einwanderung von *Br. crepitans* in den Acker) für die Beobachtungen ausschlaggebend ist. Hier sind weitere Untersuchungen, auch zur Verteilung und Häufigkeit der Larven, von großem Interesse.

Grundsätzlich ist aber nachvollziehbar, dass *Br. crepitans* als streng thermophile Art auf den lückiger bewachsenen Flächen (Wildacker, Herbstweide) bessere Bedingungen vorfindet. Bommarco (1998) betont ebenfalls die Bedeutung von strukturellen Faktoren. Nach seinen Befunden besteht ein Zusammenhang zwischen landschaftlicher Heterogenität und der Körpergröße bzw. Reproduktionsleistung von *Poecilus cupreus*.

Management der Freilandhaltung von Schweinen

Von großer Relevanz für den praktischen Naturschutz sind Fragen des **Weidemanagements** – also zur optimalen Besatzdichte, zur Weidedauer (saisonal, ganzjährig) oder zum Weidezeitpunkt (Frühjahr, Herbst). Die vorliegenden Ergebnisse sollten v. a. inspirierend für eine vertiefende Beschäftigung mit der Thematik wirken. Es deutet sich an, dass unabhängig vom Beweidungszeitpunkt die gefährdeten und stenöken Arten gleichermaßen auf Frühjahrs- und Herbstweide des Schmandbergs vorkommen. Allerdings erreichen die Mehrzahl der RL-Arten auf der stärker bewühlten Herbstfläche höhere Aktivitätsdichten; auch insgesamt sind dort Artenzahl und Aktivität größer. Generell erweist sich der kleinräumige Nutzungswechsel als förderlich für die Artenvielfalt, da bspw. bestimmte lokale Zielarten, wie *Call. lunatus* oder *Car. convexus*, auf der Frühjahrsweide ihre höchste Aktivität erreichen. Kleinräumige Nutzungsmosaik sind grundsätzlich für die Artenvielfalt förderlich (Beaufoy et al. 1995; Bignal & McCracken 2000). Auf dem Schmandberg würde eine extensive Ackernutzung zwar auch den offenen Charakter der Flächen erhalten, könnte aber evtl. aufgrund der im Vergleich zu den Schweinen anderen Bodenbearbeitung (größere Tiefe, während Larvalentwicklung und/oder Puppenruhe) nicht alle regionstypischen Halbtrockenrasenarten erhalten: *A. montivaga*, *Call. lunatus*, *O. azureus* und *O. puncticolis* fehlten auf dem Wildacker. Darüber hinaus kann das Umpflügen nicht eine vergleichbar kleine räumliche Heterogenität wie die Schweinebeweidung erzeugen. Die gesamte Fläche wird homogen umgebrochen, ungenutzte Refugialbereiche fehlen.

Angaben zur Weidedauer könnten aus den Ergebnissen der Bruchtaue abgeleitet werden, wo eine Teilfläche in den Wintermonaten von der Beweidung ausgespart wurde (PE). Die Unterschiede zwischen beiden Teilflächen sind aber relativ gering. Gesamtartenzahl, Zahl stenöker Arten, Aktivität etc. stimmen weitgehend überein. Dies mag überraschen, wenn man bedenkt, dass auf den im Winter genutzten Flächen praktisch die gesamte Fläche umgebrochen wird. Unterschiede bestehen v. a. hinsichtlich der Anzahl an rückläufigen Arten (Vorwarnliste) sowie der Bewohner von Sümpfen und Feuchtwiesen. In beiden Fällen ist eine

höhere Zahl auf der extensiver genutzten Teilfläche (PE) festzustellen. Dies kann als Hinweis für Vorteile einer saisonalen Beweidung interpretiert werden.

Allgemeine Hinweise zur optimalen Besatzdichte lassen sich anhand der Laufkäfer-Ergebnisse nicht sinnvoll ermitteln. Vielmehr sind hierbei die standörtlichen Voraussetzungen, d. h. der verwertbare Aufwuchs entscheidend. Dieser beträgt auf dem trockenen Schmandberg nur 20 % des wüchsigen Auengrünlands (Mährlein 2005): D. h., dass der Weidedauer und somit der aufs Jahr umgerechneten Besatzdichte an diesem Standort deutliche Grenzen gesetzt sind. Die eingesetzten Dichten (vgl. Kap. 3.2) können als gut geeignet zur Erreichung der gesetzten Ziele bezeichnet werden. Weitere Hinweise zum Management sind Beinlich et al. (2005b) zu entnehmen.

7. Einsatzmöglichkeiten der extensiven Schweinefreilandhaltung in der Landschaftspflege – Beweidung, Landschaftsstruktur und Agrarpolitik

Mit der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass die extensive Schweinefreilandhaltung auf standörtlich und geographisch sehr unterschiedlichen Flächen bei den Laufkäfern zu einem Erhalt der typischen Offenlandarten führt.⁶² Im Sinne des Naturschutzes bzw. der Landschaftspflege von größerer Bedeutung ist die Tatsache, dass es an allen Standorten zu einer Zunahme der Artenvielfalt (Kap. 4) sowie auch zur Etablierung gefährdeter Carabiden kommt (Kap. 6). Einen entscheidenden Einfluss haben die Wühltätigkeit der Schweine und die von ihnen geschaffenen Störstellen (Kap. 5). Es handelt sich um ein dynamisches Nutzungssystem, welches herkömmlichen Tierhaltungen nur bedingt ähnelt. Dies drückt sich u. a. bei Arten mit Flügelpolymorphismus am exklusiven Auftreten langflügeliger Individuen auf den Schweineflächen aus.

Schweine sind besser als andere Weidetiere geeignet, dynamische Nutzungsmuster in der Landschaft zu erhalten, wie sie bspw. in Auen oder auf Truppenübungsplätzen (TÜP) vorherrschen (Beinlich 1998). Letztere zeichnen sich als Folge des Übungsbetriebs i.d.R. durch ein enges räumlich Nebeneinander von trockenen und wasserführenden Flächen aus – ein Mosaik, welches die Wertigkeit dieser Flächen für den Naturschutz bedingt und im Kleinen auch auf Schweineweiden bestand hat.⁶³ Es wäre zu erwarten, dass das Wühlverhalten der Schweine auch mittelfristig den Erhalt von Arten mit unterschiedlichen ökologischen Anspruchstypen innerhalb dieses Biotopmosaiks gewährleistet.

Insgesamt wird deshalb davon ausgegangen, dass die **extensive Schweinefreilandhaltung** aus naturschutzfachlicher Sicht eine **interessante Managementvariante für störungsgeprägte Grasland-Ökosysteme** darstellt. Positive Effekte der Wühltätigkeit sind auch bei anderen Tiergruppen innerhalb des Forschungsprojekts ermittelt worden, z. B. der Avifauna (Beinlich et al. 2005a; Hill et al. 2005a), Amphibien (Poschlod et al. 2004) und blütenbesuchenden Insekten (Köstermeyer et al. 2005). Fartmann (2006) betont die Bedeutung von Störstellen im Grünland für hochgradig gefährdete Tagfalter und Widderchen. Für andere Invertebratengruppen, die eine Bindung an Streuschicht oder höhere Luft- bzw. Bodenfeuchte stellen, z. B. Landschnecken oder Asseln, sind die Bedingungen auf den ganzjährig beweideten Flächen weniger günstig (Hill et al. 2005b). Ebenfalls zu bedenken sind Aspekte der Bodenverdichtung. So beschreiben Jahn et al. (2005) negative Effekte auf die endogäische Makrofauna (z. B. Lumbriciden).

⁶² Gleichwohl muss konstatiert werden, dass eine dauerhafte Offenhaltung – besonders auf Flächen mit beginnender Verbuschung – alleine durch die Schweinebeweidung nicht zu erreichen ist (Neugebauer et al. 2005d). Dies trifft allerdings auf weitgehend alle extensiven Weidesysteme zu (Plachter et al. 2004).

⁶³ Im Rahmen des OFFENLAND-Projektes wurden speziell zu dieser Thematik verschiedene Management-Varianten betrachtet. Auch (Wiegand & Brunk 2004) betonen die Bedeutung extensiver Beweidung für den Erhalt der Lebensgemeinschaften auf TÜP und nennen Wildtiere (z. B. Rothirsch, Wildschwein, Elch) als potenzielle Pflegevariante. Hausschweine spielten in ihren Betrachtungen allerdings keine Rolle.

Die Fähigkeit der Schweine, zu einer Diversifizierung der Vegetationsbestände und der Flora beizutragen sowie gefährdete Arten bzw. Artengruppen (Segetalflora) zu fördern, wurde ebenfalls anhand der vergleichenden Untersuchung belegt (Neugebauer et al. 2005c; Neugebauer & Poschlod 2005a; b). Auch andere Autoren konnten diesen positiven Einfluss von Hausschweinen bereits schildern (Micklich 1996; Vittoz & Hainard 2003; Wattendorf 2001; Zehm et al. 2004); bei Wildschweinen sind sie ebenfalls belegt (Simon & Goebel 1999; Treiber 1997). Dies geht soweit, dass sich einzelne Pflanzen als spezifische Arten der Schweineweiden charakterisieren lassen (Philippi 1969; Poschlod 2005) – das bekannteste Beispiel ist der Kleefarn (*Marsilea quadrifolia*).⁶⁴ Die Bedeutung der Wühlstellen für die Zusammensetzung der Vegetation wurde von Poschlod & Ittel (2005) beschrieben. Demnach kommt es erst durch das Störungsereignis zur Reaktivierung der Diasporenbank und generativen Vermehrung zahlreicher Arten. Treiber (1997) konnte zeigen, dass Wildschweine auf ähnliche Art und Weise zum Erhalt der Vegetation elsässischer Magerrasen beitragen.

Als noch erfolgversprechender könnte sich eine Mischbeweidung mit konventionellen Weidetieren (Rind, Pferd o. a.) auf größerer Fläche erweisen. Dies entspräche dem traditionellen Nutzungssystem auf Überschwemmungsgrünland in den kroatischen Saveauen, die sich durch einen hohen Anteil gefährdeter Arten auszeichnen (Poschlod et al. 2002; Schneider-Jacoby & Ern 1990). Der Einsatz von Nutztieren mit verschiedenen Ernährungstypen in der Landschaftspflege wird generell als vorteilhaft eingestuft (Hofmann et al. 1998; Vera 1998).

Neben diesen ökologischen Effekten bestehen weitere Vorteile. Aus Sicht des **Tierschutzes** ist anzuführen, dass die Schweine ihr weitgehend natürliches Verhaltensrepertoire in einer wesentlich reizvolleren Umgebung ausleben können. Tatsächlich treten die aus Intensiv-Stallhaltungen zahlreich beschriebenen Verhaltensstörungen (Grauvogl & Zerboni 1984; Sambras 1982) bei dem hier untersuchten System nicht auf (Flegler et al. 2005). Der Erhalt der eingesetzten **alten Nutzierrassen** und ihrer genetischen Diversität ist eigentlich nur im Freiland möglich (s.u.). Zudem sind positive Effekte der Weidehaltung (im Vergleich zu aufgestellten Tieren) auf die **Fleischqualität** bei Schafen und Rindern beschrieben (Nürnberg & Ender 2001). Ein direkter Vergleich der vorliegenden Daten mit Intensiv-Systemen wird durch die unterschiedlichen Rassen, divergierende Haltungsbedingungen und das standörtlich bzw. jährlich schwankende Management erschwert. Sehr viel eindeutiger ist die gesteigerte **Attraktivität der Landschaft**, besonders beim Einsatz alten Rassen und der Anwesenheit von Ferkeln. Die dorfnahen Untersuchungsflächen in Bellersen entwickelten sich zu regelrechten Publikationsmagneten, die regionale Presse (Zeitung, Fernsehen) berichtete regelmäßig über den Fortgang des Projekts.

⁶⁴ Nachdem diese Art längere Zeit in Deutschland als verschollen galt, trat sie nach Bodenarbeiten während der Projektlaufzeit in der Rheinaue bei Karlsruhe wieder auf. Aktuell wird das Vorkommen durch Beweidung mit Hausschweinen gepflegt (Neugebauer, mdl. Mitt.).

Will man die Einsatzmöglichkeiten der Schweinefreilandhaltung diskutieren, so muss berücksichtigt werden, dass sich die vorliegenden Ergebnisse bzgl. der Artenvielfalt auf konkrete Flächenpaare – also eine **mittlere räumliche Skala** (α - bzw. β -Diversität) – beschränken (vgl. Kap. 4.4.1). Viele agrar- bzw. landschaftsökologische Studien mit ähnlichen Fragestellungen zum Erhalt der Diversität, z. B. bezogen auf die Auswirkungen des ökologischen Landbaus bzw. der Effektivität von Agrar-Umwelt-Programmen (AUP), berücksichtigen die α -Diversität auf *Plot*-Level (wie in meiner Arbeit). Die Ergebnisse sind allerdings oft inkonsistent oder mehrdeutig bzw. variieren zwischen den betrachteten Gruppen (Kleijn et al. 2006; Kleijn et al. 2004; Kleijn & Sutherland 2003). Dies trifft zum Teil auf den Vergleich von Grünlandnutzungstypen und deren Besiedlung durch Laufkäfer zu (vgl. Kap. 4.4.1/2). Einer der Gründe hierfür könnte sein⁶⁵, dass sich ökologische Mechanismen mit Auswirkungen auf die Artenvielfalt auf anderen räumlichen Skalen oder über mehrere Skalen hinweg manifestieren (Olf & Ritchie 2002; Starzomski & Srivastava 2007; Wiens & Milne 1989 u. a.). Das bedeutet, dass kein Zusammenhang der lokalen α -Diversität – welche i.d.R. verglichen wird – mit der Diversität der *Plots* auf Landschafts-Level bestehen muss (Hendrickx et al. 2007). Da die Gesamtartenvielfalt (= γ -Diversität) von Agrarlandschaften zu einem großen Teil auf der β -Diversität beruht, also den Unterschieden zwischen den lokalen Gemeinschaften, würden hierdurch entscheidende Komponenten der Vielfalt nicht berücksichtigt (Clough et al. 2007).

Die **Landschaftsstruktur** bzw. -heterogenität, ausgedrückt durch eine Vielzahl von Parametern, wie den Anteil an halb-natürlichen Habitaten, Konnektivität, Anteil an Grünland oder „nicht-Ackerfläche“, ist deshalb stärker in den Fokus der agrarökologischen Forschung gerückt. Effekte der Landschaft auf die Artenvielfalt sind in der Zwischenzeit für viele einzelne Taxa aufgezeigt worden, z. B. bei Vögeln (Söderström & Pärt 2000), Tagfaltern, Bienen (Holzschuh et al. 2007), Spinnen (Schmidt et al. 2005) oder Laufkäfer (Purtauf et al. 2005b; Weibull et al. 2003). Concepcion et al. (2008) belegen anhand von fünf Artengruppen (Pflanzen, Vögel, mehrere Arthropodentaxa), dass tatsächlich die Effektivität ganzer AUP durch die Landschaftskomplexität bestimmt wird.

Diese Zusammenhänge beschränken sich nicht auf Artenzahlen bzw. Diversitätsmaße. Schweiger et al. (2005) demonstrierten in einer europaweiten Studie, dass für fünf Arthropodentaxa (neben Laufkäfern auch Bienen, Wanzen, Spinnen, Schwebfliegen) die Landschaftsstruktur, v. a. die Konnektivität, den größten Anteil an Variabilität hinsichtlich Körpergröße und trophischer Gilden erklärte. Die Artengemeinschaft wurde hingegen v. a. von der Nutzungsintensität beeinflusst. Insgesamt dominierten Faktoren auf Landschafts- über die auf Habitatebene. In eine ähnliche Richtung deuten die Befunde von Hendrickx et al. (2007), die ebenfalls anhand eines pan-europäischen Datensatzes die Bedeutung halb-natürlicher Habitate im Landschaftskontext für die Diversität der oben genannten Gruppen demonstrieren konnten. Auf lokaler Ebene erwies sich auch hier die Nutzungsintensität im Vergleich zur Habitatdiversität als bedeutsamer. Dies liefert auch einen Erklärungsansatz, warum in meiner Arbeit bei gemeinsamer Betrachtung die standörtlichen Unterschiede diejenigen der Nutzung bei den funktionellen Merkmalen deutlich überlagerten.

⁶⁵ Weitere Gründe nennt Whittingham (2007).

Die Tatsache, dass in diesen sehr großräumigen Studien nicht noch weitere Zusammenhänge zu Landschaftsfaktoren ermittelt werden konnten, mag darin zu suchen sein, dass spezielle ökologische Unterschiede innerhalb der betrachteten Gruppen nicht weiter berücksichtigt werden konnten (z. B. Billeter et al. 2008) und auch die betrachtete Skalengröße das Ergebnis mit beeinflussen kann (Dauber & Purtauf 2005). Als Beispiel mögen die Laufkäfer dienen: Demnach reagiert die Artenvielfalt unterschiedlicher Ernährungstypen (carnivor, phytophag, omnivor) entsprechend ihres trophischen Niveaus auf eine zunehmende Landschaftssimplifizierung (Purtauf et al. 2005a). Gemäß ökologischer Theorie, der *trophic rank hypothesis* (Holt et al. 1999), wäre bei hohen Trophie-Ebenen, wie den hier betroffenen carnivoren Arten, mit einer größeren Sensibilität gegenüber Landschaftsveränderungen zu rechnen (z. B. aufgrund größerer *home-ranges*). Gleichzeitig besteht eine Abhängigkeit bzgl. des Ausbreitungsvermögens der Carabiden (makropter bzw. brachypter) (Dauber & Purtauf 2005): D. h. die Vielfalt von langflügeligen Arten wird von der Landschaftsstruktur (Anteile *non-crop*-Fläche) bestimmt, bei kurzflügeligen Arten von Habitatvariablen (Pestizidanwendungen u.a.). Verkompliziert wird dieser Zusammenhang dadurch, dass sich das Ausmaß an erklärter Variabilität mit der Größe des betrachteten Landschaftssausschnitts ändert (ebd.).

All diese Befunde weisen auf die Notwendigkeit hin, beim Pflegemanagement von Kulturlandschaftsbiotopen nicht nur die konkrete Fläche, sondern auch den landschaftlichen Kontext zu berücksichtigen (Söderström et al. 2001). Wichtige Parameter in fragmentierten Agrarlandschaften, die bei uns ja die Regel darstellen, sind v. a. der Anteil an halbnatürlichen Habitaten. Da außerdem dort Extinktionsprozesse die Artenvielfalt bestimmen kommt dem Erhalt diverser und intakter Landschaftsräume („HNV Farmland“, vgl. Kap. 1) eine größere Bedeutung zu als der Anreicherung bereits verarmter Regionen (Hendrickx et al. 2007).

Konkrete **Empfehlungen** zur Ausgestaltung der Landschaftspflegemaßnahme „Extensive Schweinefreilandhaltung“ müssen neben den Aspekten des Natur- und Artenschutzes (vgl. Kap. 6.6.2) noch zahlreiche weitere Interessen berücksichtigen, etwa Tiergesundheit, Tierhygiene, Bodenschutz und Agrarökonomie (Neugebauer et al. 2005a). Während bspw. aus wirtschaftlichen Erwägungen aufgrund der relativ hohen Fixkosten (Zaunbau, Hütten, Betreuung etc.) größere Besatzdichten von Vorteil wären, stellen lokale Nährstoffanreicherung, Bodenverdichtung und winterliche Erosion aus bodenkundlicher Sicht Zwangspunkte für eine Begrenzung der Anzahl der Tiere. In der Zusammenschau der im BMBF-Verbundprojekt gemachten Erfahrungen hat sich eine mittlere Besatzdichte der Alttiere von <0,5 GVE/ha/Jahr als geeigneter Kompromiss erwiesen (Beinlich et al. 2005b). Weiterhin hat sich gezeigt, dass einige der genannten Probleme nicht auftreten, wenn sich der Beweidungszeitraum auf die Vegetationsperiode beschränkt. Deshalb erscheint ein Verbund von Weideflächen, wie er im Kreis Höxter verwirklicht wurde, als besonders günstig (Beinlich & Poschlod 2005, Abb. 13). Auf den ganzjährig bestockten Flächen kann es zielführend sein, die Weidefläche im Winter zu beschränken, um Bodenschäden zu begrenzen und auch im zeitigen Frühjahr ein ausreichendes Nahrungsangebot bereitstellen zu können.

Als Haupthindernis für eine verbreitetere Anwendung dieser Pflegemaßnahme sind die europarechtlichen Vorgaben zum **Tierseuchenschutz** zu sehen, die in Deutschland in der Schweinehaltungshygieneverordnung umgesetzt wurden (SchHaltHygV vom 07.06.1999, zuletzt geändert am 12.12.2002, BGBl. I, S. 4532). Demnach sind u.a. eine doppelte Einfriedung mit wilddichtem Außenzaun, Hygieneschleusen, Schutzkleidung, eine Quarantänestation und die Möglichkeit zur Kadaverentsorgung vorgeschrieben (s. Thies et al. 2005 für weitere zu beachtende Rechtsvorschriften). Die gesamte Anlage muss vom Amtstierarzt abgenommen werden. Ziel ist es, die hoch infektiösen und volkswirtschaftlich mit immensen Kosten verbundenen Krankheiten Schweinepest und MKS (Maul- und Klauenseuche) zu verhindern. Besonders bei der Schweinepest gelten Wildschweine als Überträger (Waldeyer 1998), da die Krankheit bei ihnen⁶⁶ nicht immer tödlich verläuft und sie somit ein natürliches Reservoir des Erregers darstellen (Kaden & Müller 2001). Diese aufwändigen und kostenintensiven Vorschriften erschweren den Einsatz der Schweinebeweidung in der Praxis.⁶⁷ Dabei ist die Wirksamkeit der Maßnahmen zumindest umstritten – eine komplette Abschirmung der Bestände gegenüber anderen belebten Vektoren, wie Klein- und Mittelsäugern sowie Vögeln (z. B. Corviden), ist nicht möglich (Thies 2003). Darüber hinaus gehen anscheinend zahlreiche Ausbrüche der Schweinepest auf kontaminierte Futterbestände zurück. Dies stellt aus rechtlicher Sicht die Verhältnismäßigkeit der Vorschriften in Frage (Leondorakis 2005).

Die Diskussion in diesem Spannungsfeld wird dadurch erschwert, dass es durchaus **Impfstoffe** gegen bspw. die **Schweinepest** gibt, die bei Wildschweinen erfolgreich eingesetzt werden (Kaden et al. 2007). Auch in Landwirtschaftskreisen wird während einzelner Seuchenereignisse die Frage des Impfens oder Nicht-Impfens sehr kontrovers diskutiert (Anonymus 1999a; b). Als problematisch erweist sich hierbei die Tatsache, dass die bislang zugelassenen Impfstoffe keine Marker-Vakzine sind, die eine Unterscheidung zwischen Impfung und natürlicher Infektion ermöglichen würden. Das wiederum hätte nach den Regularien der GAP (Gemeinsame Agrarpolitik der EU) dramatische Auswirkungen auf die Möglichkeit einzelner Mitgliedsstaaten, Schweineprodukte zu exportieren, mit entsprechenden wirtschaftlichen Folgen.

Eine Sonderregelung für diese primär zu Zwecken der Landschaftspflege gehaltenen alten Nutztirrassen, für deren Erhalt eine reine Stallhaltung nicht in Frage kommt, wäre deshalb wünschenswert – ist aber nicht sehr wahrscheinlich. Dies ist umso bedauerlicher, da der Schutz der genetischen Vielfalt, insbesondere auch von Nutztieren, zu den wichtigen Zielen eines umfassenden Naturschutzes sowie einiger internationaler Konventionen zählt (Barker 1999; Notter 1999; Scherf 1995). Besonders für das Hausschwein kommt Europa eine besondere Verpflichtung zu (z. B. Archibald et al. 1995): hier leben 30 % der weltweit gehaltenen Tiere und 37 % aller bekannten Rassen. Gleichzeitig entstammen über ein Drittel aller Schlachttiere aber nur einer einzigen Rasse (*Yorkshire* oder auch *Large White*) (Laval et al. 2000). Hoffnung auf eine Änderung dieser Rahmenbedingungen macht die Ankündigung der möglichen Verfügbarkeit von Marker-Impfstoffen, so genannten DIVA-Vakzinen (*Differentia-*

⁶⁶ Wie auch bei Hausschweinen.

⁶⁷ Gleichwohl ist die Idee in der Zwischenzeit von einigen erfolgreich verlaufenden Projekten aufgegriffen worden (Huss 2005).

ting Infected from Vaccinated Animals) (vgl. Kaden et al. 2007), die ebenfalls für den oralen Einsatz bei Wildschweinen vorgesehen sind. Inwieweit hier auch eine Anwendung bei alten Schweinerassen möglich sein wird, bleibt abzuwarten.

Die Einschätzung der weiteren Anwendung der extensiven Schweinefreilandhaltung als Pflegenutzung muss die **agrarpolitischen und agrarökonomischen Rahmenbedingungen** in Betracht ziehen. Diese haben sich seit Beginn des Forschungsvorhabens dramatisch verändert. Der erste Paradigmenwechsel der GAP (Agenda 2000) vollzog sich mit dem Abschied von einer produktionsbezogenen Subvention und der Einführung einer allgemeinen Flächenprämie (so genannte Entkopplung, vgl. Jasper 2004). Bereits zu diesem Zeitpunkt gingen die Annahmen, wie sich die Situation der Landwirtschaft in Grenzertragslagen und für die im Fokus des Naturschutzes stehenden halb-natürlichen Graslandflächen verändern würde, sehr weit auseinander. So vermuteten Bignal & Jones (2004b), dass der Verlust des Produktionsanreizes, gepaart mit einer Zunahme an Auflagen durch bspw. *Cross-Compliance* und „Gute fachliche Praxis“ in benachteiligten Räumen Europas zu einem deutlichen Einkommensrückgang und deshalb einer weiteren Nutzungsaufgabe führen könnte. Diese Auffassung bestätigen die Erfahrungen von Jäckle (2009) aus den Weidfeldern des Südschwarzwalds. Erschwerend kommt hinzu, dass die einzelnen Mitgliedsstaaten der EU entsprechend der zur Verfügung stehenden Wahlmöglichkeiten in ganz unterschiedlichem Umfang von der „Entkopplung“ Gebrauch gemacht haben (Bignal & Jones 2004a).

In der Zwischenzeit sind Prognosen über die zukünftige Landschaftsentwicklung praktisch unmöglich geworden, da sich das Tempo der Reformen weiter erhöht („Gesundheitscheck der GAP“) und die politische Agenda häufigen Änderungen unterworfen ist (Bignal 2007; Jasper 2008). Beispiele sind die im Zuge der Klimawandel-Debatte vereinbarten ambitionierten Ziele zur CO₂-Reduktion der EU. Sie führten in Deutschland u.a. zu einer massiven Förderung erneuerbarer Energien, die zu einem regelrechten Boom beim Bau von Biogasanlagen und dem Anbau von Biomasse geführt hat (Hofstetter & Voss 2008). Im Moment ist deshalb in der Landwirtschaft von einem deutlichen Intensivierungsschub – auch in weniger begünstigten Lagen – auszugehen, der in dieser Form vor kurzem noch unmöglich schien (Schöne 2008). Allerdings können hier schon kleine Änderungen in der Förderkulisse einschneidende Änderungen bewirken, wie es am Beispiel der Bioethanol-Produktion zu erkennen ist, die in der Folge einer neu eingeführten Besteuerung de facto zum Erliegen gekommen ist. Gleichzeitig ist die weltweite Nachfrage nach Agrarprodukten in jüngerer Vergangenheit stark angestiegen, z. B. bei Milchprodukten und Getreide, was sich auch preislich bemerkbar machte (Poppinga 2008). Landwirtschaft lohnte sich wieder! In der Zwischenzeit sind die Marktpreise allerdings wieder drastisch gesunken. Darüber hinaus wurde in diesem Zusammenhang der Ruf laut, die europäischen Bauern in zunehmendem Maße den Kräften des freien Marktes auszusetzen: Aktuell wurde beschlossen, die Milchquote in Europa jährlich zu erhöhen und ab 2015 ganz abzuschaffen. Von der zur erwartenden Produktionserhöhung und dem damit einhergehenden weiteren Preisverfall sind in erster Linie Grünlandbetriebe in den Mittelgebirgen betroffen (Benning 2009). Weiterhin stehen die gesamten Direktzahlungen im Rahmen der GAP auf dem Prüfstand: Um eine gesellschaftliche Legitimation dieser enormen Ausgaben zu erzielen, werden in Zukunft möglicherweise

gewünschte qualitative Dienstleistungen mit den Zahlungen verknüpft, z. B. der Erhalt der biologischen Vielfalt oder der Tierschutz (Jasper 2009).

Aus Sicht der extensiven Schweinefreilandhaltung, die während der Projektlaufzeit in keinem Agrarumweltprogramm (AUP) als förderfähig berücksichtigt wurde,⁶⁸ stellen die Änderungen der Agenda 2000 erst einmal eine ökonomische Chance dar. Im Zuge des Forschungsvorhabens konnten bereits ohne Subventionen Stundenlöhne erwirtschaftet werden, die denen anderer extensiver Tierhaltungen mit Förderung, z. B. der Schäferei, entsprechen (Mährlein 2005). Mit der Grünland-Flächenprämie steht hingegen eine neue Einkommensquelle zur Verfügung, die beim Erreichen ihrer endgültigen Höhe in 2013 die Attraktivität und Rentabilität dieses Nischenprodukts deutlich steigern könnte. Ob dies ausreicht, um die aus Gründen der Tierhygiene erforderlichen Investitionen zu tätigen, lässt sich aktuell nicht abschätzen. Weiterhin unklar ist, inwieweit der sich bis dato vollziehende Rückzug der Landwirtschaft aus den Ungunstlagen weiter fortsetzt (Losch & Dosch 1997) oder ob die geschilderten agrarökonomischen Änderungen auch hier zu einer verstärkten Flächenkonkurrenz führen, welche die Diskussionen hinsichtlich des Erhalts halb-natürlicher Offenlandstandorte konterkarieren. Vorhandene Szenarien prognostizieren eine Fortentwicklung dieser Tendenz mit Nutzungsaufgabe in den Ungunstregionen und weiterer Intensivierung in besseren Lagen mit problematischem Ausgang für den Erhalt der Biodiversität (Reidsma et al. 2006). Konkret konnten dies auch Gottschalk et al. (2007) im Lahn-Dill-Bergland belegen, wobei sich die Auswirkungen je nach betrachteter Artengruppen und Szenario unterscheiden.

Insgesamt bleibt zu resümieren, dass es mit den bisherigen Mitteln der Landschaftspflege sowie der Agrarumweltprogramme (AUP) nicht gelungen ist, den quantitativen bzw. qualitativen Rückgang hochwertiger Grünlandbiotope nennenswert zu bremsen (Thomas et al. 2004). Eine verbesserte Integration der ökologischen Erfordernisse in die Ausgestaltung der AUP (Tscharncke et al. 2005; Whittingham 2007) – v. a. hinsichtlich einer Differenzierung der Zielbestimmung in einer allgemeinen Förderung der Biodiversität einerseits und dem speziellen Schutz anspruchsvoller bzw. gefährdeter Arten andererseits (Kleijn et al. 2006; Vickery et al. 2004), eine ergebnisorientierte Honorierung (Bathke et al. 2006; Oppermann & Briemle 2002) sowie eine bessere Erfolgskontrolle sind deshalb dringend anzumahlen (Kleijn & Sutherland 2003).

⁶⁸ In einzelnen Bundesländern wurde der Erhalt bestimmter „Alter Schweinerassen“, z. B. Schwäbisch-Hällisches Schwein in Baden-Württemberg, gefördert.

8. Zusammenfassung

In den Jahren 2000-2002 wurden auf vier neu eingerichteten und extensiv genutzten Schweineweiden sowie auf angrenzenden Referenz-Nutzungstypen (Brache, konventionell bewirtschaftetes Grünland) die Laufkäfergemeinschaften erfasst. Die vier Standorte im Weserbergland (Bruchtaue + Schmandberg), in der Elbaue (Lenzen) und auf der Schwäbischen Alb (Tieringen) sollten ein möglichst breites Spektrum von Umweltfaktoren abbilden, um die Einsatzmöglichkeiten der Schweinefreilandhaltung als Maßnahme der Landschaftspflege umfassender analysieren zu können.

Zum Einsatz kamen Bodenfallen auf den eigentlichen Versuchsflächen sowie im näheren Umfeld zur Ermittlung des regionalen Artenpools; Richtungsfallen, um Interaktionen mit den angrenzenden Biotopen zu erfassen sowie Mikrofallen in den Schweine-Wühlstellen. Zusätzlich wurden strukturelle Parameter erhoben (z. B. Offenboden-Anteil, Streuschicht, Mikrolief, Vegetationsstruktur). Neben dem räumlichen und zeitlichen Vergleich der Gemeinschaften zwischen den Nutzungstypen und Untersuchungsjahren analysierte ich die Reaktion verschiedener funktioneller Merkmale bzw. Gruppen. Weiterhin interessierte mich die Frage, inwieweit sich bei Arten mit Flügelpolymorphismus das Verhältnis lang- und kurzflügeliger Morphen ändert.

Insgesamt wurden 34.248 Laufkäfer-Individuen aus 155 Arten gefangen. Die höchsten Artenzahlen und Diversität weisen durchgehend die Schweineweiden auf, gefolgt von Brachflächen und mit weitem Abstand dem Referenz-Grünland. Auch bei Betrachtung der zeitlichen Entwicklung dieser Parameter stellt sich die Entwicklung auf den Schweineweiden besonders positiv dar.

An den feucht-nassen Standorten (Lenzen, Bruchtaue) bestehen ausgeglichene Gemeinschaften, die von euryöken Offenlandsarten (z. B. *Pterostichus melanarius*, *Clivina fossor*, *Pterostichus vernalis*, *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*) und Arten des Nassgrünlands (z. B. *Bembidion guttula*, *B. gilvipes*, *Acupalpus exiguus*) geprägt werden. Hingegen werden Schmandberg und Tieringen in weit stärkerem Maße von einzelnen Arten dominiert: *Amara aenea*, *A. communis*, *Pt. melanarius* und *P. versicolor*. Es zeichnet sich ab, dass generell der Anteil an xero- und thermophilen Laufkäfern auf den Schweineweiden zunimmt, während auf den Brachen v. a. feuchteliebende und euryöke Individuen eine höhere Aktivität zeigen.

Entgegen der Ausgangshypothese eines besonders hohen Arten-Turnovers auf dem dynamischen Nutzungstyp Schweinebeweidung ergeben sich die stärksten Veränderungen auf den Brachflächen. Die Ordination der Bodenfallenfänge aller Standorte zeigt, dass die standörtliche Heterogenität etwaige Nutzungsunterschiede überlagert. Am einzelnen Standort erweisen sich in erster Linie Sukzessionsparameter und Offenbodenanteil als entscheidend für die Entwicklung der Gemeinschaften. Dies steht im Einklang mit Befunden, dass großräumig i.d.R. Parameter der Landschaftsstruktur für die Artenvielfalt bestimmend sind, während dies lokal eher Nutzungsunterschiede sind.

Die Schweinebeweidung führt zu einer deutlichen strukturellen Bereicherung der untersuchten Grünlandflächen. Der Anteil an Offenboden und die Bodenrauigkeit steigt, während Vegetationshöhe und Dicke der Streuschicht abnehmen. Die Bedeutung der Wühltätigkeit für die Artendiversität der Laufkäfer im Grünland lässt sich an Zusammenhängen von Offenbodenanteil mit Artenzahl und Turnoverrate erkennen.

Bestimmte funktioneller Merkmale bzw. Gruppen reagieren in Abhängigkeit des Nutzungstyps – die Effekte werden allerdings von der standörtlichen Heterogenität abgemildert. Gleichwohl deutet sich an, dass auf Brachen generell nachtaktive, hell gefärbte, unbehaarte und sehr kleine Käfer begünstigt sind. Die Differenzen zwischen den genutzten Flächen sind geringer.

Sehr aufschlussreich ist die Tatsache, dass insgesamt der Anteil flugunfähiger Käfer, welcher als Maß für die Stabilität von Lebensräumen gilt, besonders auf den Brachen zunimmt. Insgesamt ist bei den Arten mit einer genetischen Disposition für Flügelpolymorphismus, d. h. bei denen brachyptere und makroptere Tiere auftreten können, entsprechend der Ausgangshypothese der Anteil langflügeliger Individuen auf den Schweineflächen am höchsten. Auch auf Ebene einzelner Arten lässt sich dieser Zusammenhang nachweisen – gleich in mehreren Fällen treten makroptere Tiere nach ein oder zwei Jahren Schweinebeweidung exklusiv auf diesen Flächen auf.

Aus den Erhebungen zum regionalen Artenpool geht hervor, dass wenngleich extensiv genutzte Schweineweiden einige strukturelle Charakteristika von Ackerflächen besitzen, sie von der Laufkäfer-Taxozönose eindeutig dem Grünland näher stehen. Gleichzeitig sind praktisch alle Laufkäferarten des Offenlands in der Lage, erfolgreich die Schweineweiden zu besiedeln. Darüber hinaus stellen die Weideflächen spezifische Qualitäten bereit, z. B. feucht-nasse, schlammig-lehmige Rohbodenbereiche, die im „normalen“ Grünland in diesem Umfang nicht auftreten und dadurch zur Bereicherung des Artenpools beitragen könnten. In dieselbe Richtung deuten auch die Ergebnisse der Wühlstellen-Besiedlung. Die verschiedenen Kompartimente (Senke, Randwall) zeichnen sich durch verschiedene Aktivitätsdichten, Artenzahlen und funktionelle Diversität aus – von besonderer Bedeutung für die Vielfalt der Gemeinschaft ist der Randwall.

Aus naturschutzfachlicher Sicht bleibt festzuhalten, dass auf allen Schweineweiden die konstant größte Zahl gefährdeter Arten auftritt, die geringste Bedeutung kommt den Referenz-Grünlandflächen zu. Im Verlauf der Untersuchung steigt die Zahl auch stark bedrohter Carabiden auf den Schweineflächen stark an – überregional bemerkenswerte Artnachweise betreffen z. B. *Amara strenua*, *Badister unipustulatus* und *Pterostichus longicollis* an der Elbe sowie *Callistus lunatus* und *Dyschirius intermedius* im Weserbergland. Auch bzgl. der Individuenanteile streng stenöker Laufkäfer sowie des Vorkommens regional als stenotop eingestufte Arten weist dieser Nutzungstyp eine höhere Wertigkeit als Brache und „normales“ Grünland auf.

Die Fitness exemplarisch untersuchter Arten, ausgedrückt an der Biomasse der Einzelindividuen, variiert signifikant zwischen den Nutzungstypen bzw. Managementvarianten. Beim Großen Bombardierkäfer (*Brachinus crepitans*), einem Nahrungsgeneralisten, der sich larval parasitisch von Puppen der Laufkäfer-Gattung *Amara* ernährt, besteht ein Zusammenhang zur Aktivitätsdichte am Standort Schmandberg, welche wiederum mit dem Anteil an Offenboden korreliert. Die stärker umgebrochenen Bereiche der Herbstweide weisen signifikant schwerere Tiere auf als Brache oder Frühjahrsweide. Eine Sonderstellung nimmt ein angrenzender Wildacker ein. Demgegenüber zeigt der Goldlaufkäfer (*Carabus auratus*) neben einem ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus höhere Biomassen auf einer extensiven Mähwiese. Gleichwohl nahm das Trockengewicht auf der Schweineweide im Verlauf der Untersuchung signifikant zu.

Die Ergebnisse der Arbeit zeigen, dass mit der extensiven Schweinefreilandhaltung eine neuartige, dynamische Nutzungsform vorliegt, die großes Potenzial in der Landschaftspflege bietet. Dies lässt sich daran ablesen, dass sie spezifische, bislang im Bezugsraum fehlende Strukturen bereitstellt, und damit zur Förderung anderer Artengruppen (z. B. Wiesenbrüter oder Segetalflora) und landschaftlicher Qualitäten (z. B. hochwertige Nahrungsmittel, Erholung, Tierschutz) beiträgt. Sie stellt somit ein Paradebeispiel der vielfach geforderten multifunktionalen Landwirtschaft dar. Die konkreten Einsatzmöglichkeiten, Fragen des Weidemanagements und die Bedeutung der Landschaftsstruktur für den Erhalt der Agrobiodiversität werden diskutiert. Auf den Umgang mit veterinärrechtlichen Fragen, welche die sozio-ökonomischen Aspekte der Schweinefreilandhaltung bestimmen, sowie die Bedeutung der zukünftigen Ausgestaltung der Europäischen Agrarpolitik, welche für den Erhalt halbnatürlicher Offenlandsbiotope in peripheren Räumen entscheidend ist, wird hingewiesen.

9. Literatur

- Abernethy, V.J., McCracken, D.I., Adam, A., Downie, I.S., Foster, G.N., Furness, R.W., Murphy, K.J., Ribera, I., Waterhouse, A. & Wilson, W.L. (1996): Functional analysis of plant-invertebrate-bird biodiversity on Scottish agricultural land. - In: Dennis, P. (Hrsg.), The spatial dynamics of biodiversity: towards an understanding of spatial patterns and processes in the landscape, Stirling, IALE (UK): 51-59.
- Adis, J. (1979): Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. - Zool. Anz. 202(3/4): 177-184.
- Alaruiikka, D., Kotze, D.J., Matveinen, K. & Niemelä, J.K. (2002): Carabid Beetle and Spider Assemblages along a Forested Urban-Rural Gradient in Southern Finland. - Journal of Insect Conservation 6(4): 195-206.
- Albrecht, C., Esser, T. & Weglau, J. (1994): Untersuchungen zur Wiederbesiedlung unterschiedlich strukturierter Feldraine durch ausgewählte Arthropodengruppen [Araneae, Isopoda, Carabidae, Heteroptera, Lepidoptera (Diurna) und Saltatoria] im landwirtschaftlichen Rekultivierungsgebiet des Braunkohlentagebaus "Zukunft-West" bei Jülich. - Entom. Mitt. Löbbecke Mus. + Aquazoo VII(1-4): 1-222.
- Anders, K., Mrzljak, J., Wallschläger, D. & Wiegler, G., Eds. (2004): Handbuch Offenlandmanagement - am Beispiel ehemaliger und in Nutzung befindlicher Truppenübungsplätze. Berlin, Springer Verlag.
- Andersen, A. & Eltun, R. (2000): Long-term developments in the carabid and staphylinid (Col., Carabidae and Staphylinidae) fauna during conversion from conventional to biological farming. - Journal of Applied Entomology 124(1): 51-56.
- Anderßon, O. (2005): Die Carabiden-Fauna auf unterschiedlich intensiv bewirtschafteten Obstanbauflächen im Alten Land bei Hamburg. - Dissertation, FB Umweltwissenschaften, Univ. Lüneburg, 118 S.
- Anonymus (1999a): Gegen Schweinepest impfen? - Landwirtschaftliches Wochenblatt 99(5): 15.
- Anonymus (1999b): In Notfällen impfen. - Landwirtschaftliches Wochenblatt 99(47): 21.
- Apigian, K.O., Dahlstein, D.L. & Stephens, S.L. (2006): Biodiversity of Coleoptera and the Importance of Habitat Structural Features in a Sierra Nevada Mixed-conifer Forest. - Environmental Entomology 35(4): 964-971.
- Archibald, A., Haley, C.S., Brown, J.R., Couperwhite, S., Mc Queen, H.A. & et al. (1995): The PIGMaP consortium linkage map of the pig (*Sus scrofa*). - Mamm. Genome 6: 157-175.
- Aßmann, T. (2003): Biology and Ecology. - In: Casale, A. (Hrsg.), The Genus *Carabus* in Europe. Sofia-Moscow, Pensoft: 287-305.
- Aßmann, T. & Falke, B. (1997): Bedeutung von Hudelandschaften aus tierökologischer und naturschutzfachlicher Sicht. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 54: 129-144.
- Aßmann, T. & Starke, W. (1990): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Subfamiliae Callistinae, Oodinae, Licininae, Badistrinae, Panagaeinae, Colliurinae, Aephniinae, Lebiinae, Demetriinae, Cymindinae, Dromiinae et Brachininae. - Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde Münster 52(1): 3-61.
- Aukema, B. (1995): The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). - Research in Population Ecology 37(1): 105-110.
- Aukema, B., Spee, A.J. & van Dijk, T.S. (1996): Wing dimorphism and development in *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). - Entomologische Berichten, Amsterdam 56: 93-100.
- Baars, M.A. (1979a): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of Carabid beetles. - Oecologia 41: 25-46.
- Baars, M.A. (1979b): Patterns of movement of radioactive carabid beetles. - Oecologia 44: 125-140.

- Baehr, M. (1980): Die Carabidae des Schönbuchs bei Tübingen. - Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. 51/52: 515-600.
- Balkenohl, M. (1988): Coleoptera Westfalica: Familia *Carabidae*, Subfamiliae *Scaritinae* et *Broscinae*. - Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde Münster 50(4): 3-28.
- Barber, M.S. (1931): Traps for cave-inhabiting Insects. - Journ. Eliska Mitchel Science Soc. 46: 259-266.
- Barker, J.S.F. (1999): Conservation of livestock breed diversity. - Animal Genetic Resources Information 25: 33-41.
- Barndt, D., Brase, S., Glauche, M., Gruttke, H., Kegel, B., Platen, R. & Winkelmann, H. (1991): Die Laufkäferfauna von Berlin (West) - mit Kennzeichnung und Auswertung der verschollenen und gefährdeten Arten (Rote Liste, 3. Fassung). - In: Sukopp, H. (Hrsg.), Rote Listen der gefährdeten Pflanzen und Tiere in Berlin, Schwerpunkt Berlin (West). Berlin, 6: 243-275.
- Barth, U., Gregor, T., Lutz, P., Niederbichler, C., Pusch, J., Wagner, A. & Wagner, I. (2000): Zur Bedeutung extensiv beweideter Naßstandorte für hochgradig bestandsbedrohte Blütenpflanzen und Moose. - Natur und Landschaft 75(7): 292-300.
- Basedow, T. (1987): Der Einfluß gesteigerter Bewirtschaftungsintensität im Getreidebau auf die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) - Auswertung vierzehnjähriger Untersuchungen (1971-1984). - Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft 235: 123.
- Basedow, T. (1990): Effects of Insecticides on Carabidae and the Significance of these Effects for Agriculture and Species Number. - In: Stork, N.E. (Hrsg.), The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies. Newcastle, Intercept: 115-125.
- Basedow, T. (1994): Phenology and egg production in *Agonum dorsale* and *Pterostichus melanarius* (Col., Carabidae) in winter wheat fields of different growing intensity in Northern Germany. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), Carabid Beetles: Ecology and Evolution. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 51: 101-108.
- Basedow, T. (1998): Langfristige Bestandsveränderungen von Arthropoden in der Feldflur, ihre Ursachen und deren Bedeutung für den Naturschutz, gezeigt an Laufkäfern (Carabidae) in Schleswig-Holstein, 1971-1996. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 58: 215-227.
- Bathke, M., Brahms, E., Kleine-Limberg, W. & Steinmann, H. (2006): Konzeption und mögliche Wege zur Umsetzung einer ergebnisorientierten Honorierung ökologischer Leistungen im Grünland Nordwestdeutschlands. - In: Prüter, J. (Hrsg.), Entwicklung und Erprobung von Methoden für die ergebnisorientierte Honorierung ökologischer Leistungen im Grünland Nordwestdeutschlands. Schneverdingen, NNA-Berichte 19: 189-208.
- Bauer, T. (1973): Ethologische, autökologische und ökophysiologische Untersuchungen an *Elaphrus cupreus* Dft. und *Elaphrus riparius* L. (Coleoptera, Carabidae) zum Lebensformtyp des optisch jagenden Räubers unter den Laufkäfern. - Oecologia 14: 139-196.
- Bauer, T. (1981): Prey capture and structure of the visual space of an insect that hunts by sight on the litter layer (*Notiophilus biguttatus* F., Carabidae, Coleoptera). - Behav Ecol Sociobiol 8: 91-97.
- Bauer, T. (1985a): Beetles which use a setal trap to hunt springtails: the hunting strategy and apparatus of *Leistus* (Coleoptera, Carabidae). - Pedobiologia 28: 275-287.
- Bauer, T. (1985b): Different adaptation to visual hunting in three ground beetle species of the same genus. - J. Insect. Physiol. 31: 593-601.
- Bauer, T., Desender, K., Morwinsky, T. & Betz, O. (1998): Eye morphology reflects habitat demands in three closely related ground beetle species (Coleoptera: Carabidae). - Journal of Zoology 245(4): 467-472.

- Bauer, T. & Kredler, M. (1993): Morphology of the compound eyes as an indicator of life-style in carabid beetles. - *Can. J. Zool.* 71: 799-810.
- Beals, E.W. (1984): Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. - *Advances in Ecological Research* 14: 1-55.
- Beaufoy, G., Baldock, D. & Clark, J. (1995): The Nature of Farming. Low intensity Farming Systems in nine European Countries. - London, Institution for European Environmental Policy, 65 S.
- Becker, C. & Schmidt, M. (2002): NSG und FFH-Gebiet "Hühnerfeld" im Kaufunger Wald - Erhaltung und Entwicklung einer historischen Hutelandschaft durch Beweidung mit Islandpferden. - *Jahrbuch Naturschutz in Hessen* 7: 158-159.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1990): Ecology - Individuals, Populations and Communities. - Cambridge, 2. Aufl., Blackwell Science, 945 S.
- Beinlich, B. (1996): Die mitteleuropäische Kulturlandschaft als jeweiliges Abbild der Nutzungsansprüche des Menschen an seine Umwelt. - *Natur- und Kulturlandschaft* 1: 120-124.
- Beinlich, B. (1998): Die Schweineweide als dynamisches Element in der Kulturlandschaft. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 56: 317-336.
- Beinlich, B., Hill, B.T. & Köstermeyer, H. (2005a): Auswirkungen extensiver Schweinebeweidung auf die Avifauna von Feuchtgebieten. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 174-180.
- Beinlich, B., Mährlein, A., Neugebauer, K.R., Poschlod, P. & Thies, K. (2005b): Hinweise für die Praxis der extensiven Schweinefreilandhaltung. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 248-260.
- Beinlich, B. & Poschlod, P. (2002): Low intensity pig pastures as an alternative approach for habitat management. - In: Schröder, E. (Hrsg.), *Pasture Landscapes and Nature Conservation*. Berlin, Springer: 219-226.
- Beinlich, B. & Poschlod, P. (2005): Schweinefreilandhaltung im Rahmen der Landschaftspflege - von der Theorie zur Praxis. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 48-57.
- Benecke, N. (1994): Der Mensch und seine Haustiere. Die Geschichte einer jahrtausendealten Beziehung. - Stuttgart, Theiss, 470 S.
- Benning, R. (2008): Rückblick 2007: Alles bleibt anders. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), *Kritischer Agrarbericht 2008*. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 165-172.
- Benning, R. (2009): Rückblick 2008: Lichtblicke im Lobbyschatten. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), *Kritischer Agrarbericht 2009*. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 175-184.
- Signal, E.M. (2003): Editorial: The Mid-Term Review of the CAP and High Nature Value farming systems. - *La Canada* 16: 1-3.
- Signal, E.M. (2007): Editorial: Continuing change but little progress. - *La Canada* 20: 1.
- Signal, E.M. & Jones, D.G. (2004a): Editorial: Decoupling, yes; retargeting, maybe - Franz Fischler's uncertain legacy. - *La Canada* 18: 1-2.
- Signal, E.M. & Jones, D.G. (2004b): The impact of decoupled payments on High Nature Value farming systems. - *La Canada* 18: 3-4.
- Signal, E.M. & McCracken, D.I. (2000): The nature conservation value of European traditional farming systems. - *Environ. Rev.* 8: 149-171.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, D., De Cock, R., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O.,

- Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. & Edwards, P.J. (2008): Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. - *Journal of Applied Ecology* 45: 141-150.
- Blake, S., Foster, G.N., Eyre, M.D. & Luff, M.L. (1994): Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. - *Pedobiologia* 38: 502-512.
- Blake, S., Foster, G.N., Fisher, G.E.J. & Ligertwood, G.L. (1996): Effects of management practices on the carabid faunas of newly established wildflower meadows in southern Scotland. - *Annales Zoologici Fennici* 33: 139-147.
- Bommarco, R. (1998): Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. - *Ecological applications* 3: 846-853.
- Bonn, A. (2000): Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels. - In: Vigna-Taglianti, A. (Hrsg.), *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*. Sofia - Moscow, Pensoft Publishers: 145-158.
- Bonn, A., Hagen, K. & Helling, B. (1997): Einfluß des Überschwemmungsregimes auf die Laufkäfer- und Spinnengemeinschaften in Uferbereichen der mittleren Elbe und Weser. - In: Hildebrandt, J. (Hrsg.), *Einfluß von Vernässung und Überstauung auf Wirbellose*. Arbeitsber. Landschaftsökol. Münster, 18: 177-191.
- Bonn, A. & Kleinwächter, M. (1999): Microhabitat distribution of spider and ground beetle assemblages (Araneae, Carabidae) on frequently inundated river banks of the River Elbe. - *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 8: 109-123.
- Bonn, S. & Poschlod, P. (1998): Bedeutung dynamischer Prozesse für die Ausbreitung von Pflanzenarten seit dem Postglazial. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 56: 147-171.
- Bönsel, A. (1999): Der Einfluß von Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Wildschwein (*Sus scrofa*) auf die Entwicklung der Habitate von *Aeshna subarctica* Walker in wiedervernässten Regenmooren. - *Libellula* 18(3/4): 163-168.
- Bönsel, A. (2001): Hat *Aeshna subarctica* (Walker 1908) in Nordostdeutschland eine Überlebenschance? Die Entwicklung zweier Vorkommen im Vergleich zum gesamten Bestand in Mecklenburg-Vorpommern. - *Natur und Landschaft* 76(6): 257-261.
- Bouget, C. (2003): Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. - In: Toft, S. (Hrsg.), *European Carabidology 2003 - Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting*. Aarhus, Danish Institute for Agricultural Science, 114: 25-40.
- Brauckmann, H.-J., Hemker, M., Kaiser, M., Schöning, O., Broll, G. & Schreiber, K.-F. (1997): Faunistische Untersuchungen auf Bracheversuchsflächen in Baden-Württemberg. - *PAÖ* 27, Karlsruhe, 158 S.
- Briedermann, L. (1990): *Schwarzwild*. - Berlin, Deutscher Landwirtschaftsverlag, 540 S.
- Buchanan, G.M., Grant, M.C., Sanderson, R.A. & Pearce-Higgins, J.W. (2006): The contribution of invertebrate taxa to moorland bird diets and the potential implications of land-use management. - *Ibis* 148: 615-628.
- Büchs, W. (2001): Alles Vielfalt oder was? Probleme der Anwendung des Vielfaltbegriffs bei der Bewertung von Produktionsflächen und Ansätze zu Alternativen. - *Forschungsreport* 2001(1): 9-18.
- Büchs, W., Harenberg, A., Prescher, S., Weber, G. & Hattwig, F. (1999): Entwicklung der Evertbratenzönosen bei verschiedenen Formen der Flächenstillegung und Extensivierung. - In: Büchs, W. (Hrsg.), *Nicht bewirtschaftete Areale in der Agrarlandschaft - ihre Funktionen und ihre Interaktionen mit landnutzungsorientierten Ökosystemen*. Berlin-Dahlem, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, 368: 9-38.
- Bundeskabinett (2007): *Nationale Strategie zur biologischen Vielfalt*. - Berlin, 256 S.
- Bunzel-Drüke, M. (2004): Ersatz für Tarpan und Auerochse - Chancen und Grenzen beim Einsatz von Pferden und Rindern in Wildnisgebieten. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 78: 491-510.

- Bunzel-Drücke, M., Hauswirth, L. & Scharf, M. (1998): Ganzjahresbeweidung mit Heckrindern in der Lippeaue. - In: Hofmann, R.R. (Hrsg.), Extensive Haltung robuster Haustierrassen, Wildtiermanagement, Multi-Spezies-Projekte - Neue Wege in Naturschutz und Landschaftspflege?, Berlin: 33-39.
- Bus de Warnaffe, G.d. & Dufrene, M. (2004): To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. - *Ecography* 27(6): 701-714.
- Butterweck, M.D. & Jeschke, R. (2001): Wie schwer ist das Laufen im Wald? Laufwiderstandsmessungen an *Abax parallelepipedus* (Piller et Mitterpacher, 1783) in unterschiedlichen Habitaten. - *Angewandte Carabidologie Suppl. II*: 99-104.
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Riley, J.R., Telfer, M.G. & Woiwod, I.P. (2005): Mass aerial migration in the carabid beetle *Notiophilus biguttatus*. - *Ecological Entomology* 30(3): 264-272.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. & Guariguata, M.R. (1998): Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests in northeastern Costa Rica. - In: Comiskey, J.A. (Hrsg.), Forest biodiversity research, monitoring and modelling: Conceptual background and Old world case studies. Washington DC, UNESCO & Parthenon Publishing Group, 285-309.
- Clark, M.S. (1999): Ground beetle abundance and community composition in conventional and organic tomato systems of California's Central Valley. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 11(2/3): 199-206.
- Clarke, K.R. (1993): Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. - *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., Purtauf, T., Kleijn, D., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Tscharrntke, T. (2007): Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. - *Journal of Applied Ecology* 44(4): 804-812.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Dennis, P., Downie, I.S., Griffin, A.L., Foster, G.N., Murphy, K.J. & Waterhouse, T. (2002): Relationships between agricultural management and ecological groups of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) on Scottish farmland. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93: 323-336.
- Cole, L.J., McCracken, D.I., Downie, I.S., Dennis, P., Foster, G.N., Waterhouse, T., Murphy, K.J., Griffin, A.L. & Kennedy, M.P. (2005): Comparing the effects of farming practices on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) and spider (Araneae) assemblages of Scottish farmland. - *Biodiversity and Conservation* 14: 441-460.
- Cole, L.J., Pollock, M.L., Robertson, D., Holland, J.P. & McCracken, D.I. (2006): Carabid (Coleoptera) assemblages in the Scottish uplands: the influence of sheep grazing on ecological structure. - *Entomologica Fennica* 17: 229-240.
- Collinge, S.K. & Palmer, T.M. (2002): The influences of patch shape and boundary contrast on insect response to fragmentation in California grasslands. - *Landscape Ecology* 17: 647-656.
- Colwell, R.K. (2006): EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's guide, Version 8.0. - <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994): Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345: 101-118.
- Concepcion, E.D., Diaz, M. & Baquero, R.A. (2008): Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. - *Landscape Ecology* 23(2): 135-148.
- Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science* 199: 1302-1310.
- Conradi, M. & Krüger, U. (1999): Können großflächige Beweidungssysteme als kostengünstige Naturschutzstrategie zur Erhaltung von bedrohten Offenlandarten dienen? Be-

- richt über die Tagung "Großflächige Beweidungssysteme" am 8.10.1999 in Marburg. - Jahrbuch Naturschutz in Hessen 4: 189-195.
- Dannenberger, H.-D. (1990): Schwein haben. Historisches und Histörchen vom Schwein. - Jena, Gustav Fischer, 243 S.
- Dauber, J. & Purtauf, T. (2005): A multi-scale analysis of the relative importance of habitat features and landscape context on species richness of carabids. - In: Reineking, B. (Hrsg.), Multiple Skalen und Skalierung in der Ökologie. Frankfurt/M., P. Lang.
- Dauber, J., Purtauf, T., Allspach, A., Frisch, A., Voigtländer, K. & Wolters, V. (2005): Local vs. landscape controls on diversity: a test using surface-dwelling soil macroinvertebrate of differing mobility. - *Global Ecology and Biogeography* 14: 213-221.
- de Vries, H.H., den Boer, P.J. & van Dijk, T.S. (1996): Ground beetle species in heathland fragments in relation to survival, dispersal and habitat preference. - *Oecologia* 107: 332-342.
- den Boer, P.J. (1970): On the Significance of Dispersal Power for Populations of Carabid-Beetles (Coleoptera, Carabidae). - *Oecologia* 4: 1-28.
- den Boer, P.J. (1977): Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. - Misc. Pap. L.H. Wageningen 14: 190 S.
- den Boer, P.J. (1979): The individual behaviour and population dynamics of some carabid beetles of forests. - Misc. Pap. L.H. Wageningen 18: 151-166.
- den Boer, P.J. (1986): What can carabid beetles tell us about dynamics of populations? - In: Weber, F. (Hrsg.), Carabid beetles, their adaptations and dynamics. Stuttgart, Gustav Fischer: 315-330.
- den Boer, P.J. (1990a): Density limits and survival of local populations in 64 carabid species with different powers of dispersal. - *J. evol. Biol.* 3: 19-48.
- den Boer, P.J. (1990b): The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. - *Biological Conservation* 54: 175-192.
- den Boer, P.J. & van Dijk, T.S. (1994): Carabid beetles in a changing environment. - Wageningen Agricultural University Papers 94(6): 1-30.
- den Boer, P.J., van Huizen, T.H.P., den Boer-Daanje, W., Aukema, B. & den Bieman, C.F.M. (1980): Wing Polymorphism and Dimorphism in Ground Beetles as Stages in an Evolutionary Process (Coleoptera: Carabidae). - *Entomologia Generalis* 6(2/4): 107-134.
- Dennis, P. (2003): Sensitivity of upland arthropod diversity to livestock grazing, vegetation structure and landform. - *Food, Agriculture & Environment* 1(2): 301-307.
- Dennis, P., Doering, J., Stockan, J.A., Jones, J.R., Rees, M.E., Vale, J.E. & Sibbald, A.R. (2004): Consequences for biodiversity of reducing inputs to upland temperate pastures: effects on beetles (Coleoptera) of cessation of nitrogen fertilizer application and reductions in stocking rates of sheep. - *Grass and Forage Science* 59(2): 121-135.
- Dennis, P. & Fry, G.L.A. (1992): Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 40: 92-115.
- Dennis, P., Skartveit, J., McCracken, D.I., Pakeman, R.J., Beaton, K., Kunaver, A. & Evans, D.M. (2008): The effects of livestock grazing on foliar arthropods associated with bird diet in upland grasslands of Scotland. - *Journal of Applied Ecology* 45(1): 279-287.
- Dennis, P., Young, M.R., Howard, C.L. & Gordon, I.J. (1997): The response of epigeal beetles (Col.: Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. - *Journal of Applied Ecology* 34(2): 433-443.
- Desender, K. (1983): Ecological data on *Clivina fossor* (Coleoptera, Carabidae) from a pasture ecosystem. - *Pedobiologia* 25: 157-167.
- Desender, K., Maelfait, J.-P. & Vanechoutte, M. (1986): Allometry and Evolution of Hind Wing Development in Macropterous Carabid Beetles. - In: Weber, F. (Hrsg.), Carabid beetles: their adaptations and dynamics. Stuttgart, Fischer: 101-112.

- Desender, K., Mertens, J., D'Hulster, M. & Berbiere, P. (1984): Diel activity patterns of Carabidae (Coleoptera), Staphylinidae (Coleoptera) and Collembola in a heavily grazed pasture. - Review of Ecology and Soil Biology 21: 347-362.
- Desender, K. & Pollet, M. (1988): Sampling pasture carabids with pitfalls: evaluation of species richness and precision. - Med. Fac. Landbouww. Rijksuniv. Gent 53: 1109-1117.
- Digweed, S.C., Currie, C.R., Carcamo, H.A. & Spence, J.R. (1995): Digging out the "digging-in-effect" of pitfall traps: Influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - Pedobiologia 39: 561-576.
- Dordel, J. (2004): Elche (*Alces alces*) - Verursacher offener Bodenstellen als Besiedlungsflächen für Pionierpflanzen. - Naturschutz und Landschaftsplanung 35(6): 184-189.
- Döring, T.F. & Kromp, B. (2003): Which carabid species benefit from organic agriculture? - a review of comparative studies in winter cereals from Germany and Switzerland. - Agriculture, Ecosystems and Environment 98(1-3): 153-161.
- Dormann, W. & Hildebrandt, J. (1997): Wirbellose im Bereich der Wümmeniederung - Auswirkungen von Überflutungen und wasserbaulichen Renaturierungsmaßnahmen in einem Feuchtgrünlandgebiet. - In: Hildebrandt, J. (Hrsg.), Einfluß von Vernässung und Überstauung auf Wirbellose. Arbeitsber. Landschaftsökol. Münster, 18: 227-243.
- Duelli, P., Studer, M. & Katz, E. (1990a): Minimalprogramme für die Erhebung und Aufbereitung zooökologischer Daten als Fachbeiträge zu Planungen am Beispiel ausgewählter Arthropodengruppen. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 32: 211-222.
- Duelli, P., Studer, M. & Marchand, I. (1989): The influence of Surroundings on Arthropod Diversity in Maize Fields. - Acta Phytopath. Entom. Hung. 24(1-2): 73-76.
- Duelli, P., Studer, M., Marchand, I. & Jakob, S. (1990b): Population Movements of Arthropods between Natural and Cultivated Areas. - Biological Conservation 54: 193-207.
- Durkis, T.J. & Reeves, R.M. (1982): Barriers increase efficiency of pitfall traps. - Entomological News 93: 8-12.
- Eldridge, D.J. & Simpson, R. (2002): Rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.) impacts on vegetation and soils, and implications for management of wooded rangelands. - Basic and Applied Ecology 3(1): 19-29.
- Engelmann, H.D. (1978): Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden. - Pedobiologia 18: 378-380.
- Erwin, T.L. (1979): Thoughts on the evolutionary history of Ground Beetles: Hypothese generated from comparative faunal analyses of lowland forest sites in temperate and tropical regions. - In: Whitehead, D.R. (Hrsg.), Carabid beetles, their evolution, natural history, and classification. Den Haag, Junk: 539-592.
- Evans, D.M., Redpath, S.M., Evans, S.A., Elston, D.A., Gardner, C.J., Dennis, P. & Pake-man, R.J. (2006): Low intensity, mixed livestock grazing improves the breeding abundance of a common insectivorous passerine. - Biology Letters 2: 636-638.
- Evans, M.E.G. (1977): Locomotion in the Coleoptera Adephaga, especially Carabidae. - J. Zool. Lond. 181: 189-226.
- Evans, M.E.G. (1990): Habits or habitats: do carabid locomotor adaptations reflect habitats or lifestyles? - In: Stork, N.E. (Hrsg.), The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Newcastle, Intercept: 295-305.
- Evans, M.E.G. (1994): The carabid body plan: a functional interpretation. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), Carabid beetles: ecology and evolution. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 25-31.
- Evans, M.E.G. & Forsythe, T.G. (1984): A comparison of adaptations to running, pushing and burrowing in some adult Coleoptera, specially Carabidae. - J. Zool. Lond. 202: 513-534.
- Evans, M.E.G. & Forsythe, T.G. (1985): Feeding-mechanisms, and their variation in form, of some adult ground-beetles (Coleoptera: Caraboidea). - J. Zool. Lond. 206: 113-143.

- Eyre, M.D. (1994): Strategic explanations of carabid species distributions in northern England. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), Carabid beetles: Ecology and Evolution. Dordrecht, Kluwer Academic: 267-275.
- Falke, B. & Aßmann, T. (2001): Laufkäferuntersuchungen in nordwestdeutschen Hudewäldern und Hudelandschaften. - Angewandte Carabidologie Suppl. II: 51-54.
- Fan, Y., Liebman, M., Groden, E. & Alford, A.R. (1993): Abundance of carabid beetles and other ground-dwelling arthropods in conventional versus low-input bean cropping systems. - Agric Ecosyst Environ 43(2): 127-139.
- Fartmann, T. (2006): Welche Rolle spielen Störungen für Tagfalter und Widderchen? - In: Hermann, G. (Hrsg.), Larvalökologie von Tagfaltern und Widderchen in Mitteleuropa. Abh. Westfäl. Mus. Naturk., 68 (3/4): 259-270.
- Fawki, S. & Toft, S. (2005): Food preferences and the value of animal food for the carabid beetle *Amara similata* (Gyll.) (Col., Carabidae). - Journal of Applied Entomology 129(9-10): 551-556.
- Fazekas, J.P., Kadar, F., Sarospataki, M. & Lovei, G.L. (1998): Seasonal Activity and Reproduction in the Spring Breeding Groundbeetle Species *Agonum dorsale* and *Brachinus expulso* in Hungary (Coleoptera: Carabidae). - Entomologia Generalis 23(4): 259-.
- Fink-Keßler, A., Graefe zu Baringdorf, F.-W., Ribbe, L. & Jasper, U. (2001): Von einer Agenda (2000) zur nächsten (2007). - In: AG Ländliche Entwicklung GH Kassel (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2001. Rheda-Wiedenbrück, ABL Bauernblatt Verlag: 28-36.
- Firbank, L.G. (2005): Striking a new balance between agricultural production and biodiversity. - Annals of Applied Biology 146(2).
- Flegler, J., Beinlich, B., van Rhemen, K., Köstermeyer, H., Hill, B.T. & Beck, L.A. (2005): Untersuchungen zur Raum-Zeit-Nutzung, Tagesaktivität und Nahrungswahl extensiv gehaltenen Weideschweine. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 58-67.
- Forsythe, T.G. (1981): Running and pushing in relationship to hind leg structure in some carabidae (Coleoptera). - Coleopt. Bull. 35: 353-378.
- Forsythe, T.G. (1983a): Locomotion in ground beetles (Coleoptera, Carabidae): An interpretation of leg structure in functional terms. - J. Zool. Lond. 200: 493-507.
- Forsythe, T.G. (1983b): Mouthparts and feeding of certain ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - Zool. J. Linn. Soc. 79: 319-376.
- Forsythe, T.G. (1987): The relationship between body form and habit in some Carabidae (Coleoptera). - J. Zool. Lond. 211: 643-666.
- Forsythe, T.G. (1991): Feeding and locomotory functions in relation to body form in five species of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - J. Zool. Lond. 223: 233-263.
- Foster, G.N., McCracken, D.I., Blake, S. & Ribera, I. (1997): Species biodiversity and conservation value in agriculture: ground beetles as a case study. - In: Usher, M.B. (Hrsg.), Biodiversity in Scotland: Status, Trends and Initiatives. Edinburgh, The Stationary Office: 219-227.
- Fournier, E., Loreau, M. & Havet, P. (1998): Effects of new agricultural management practices on the structure and diversity of ground-beetle communities (Coleoptera, Carabidae). - Gibier Faune Sauvage 15(Spec. Issue 1): 43-53.
- Frampton, G.K., Cilgi, T., Fry, G.L.A. & Wratten, S.D. (1995): Effects of grassy banks on the dispersal of some carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) on farmland. - Biological Conservation 71: 347-355.
- French, B.W. & Elliott, N.C. (1999): Spatial and Temporal Distribution of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblages in Riparian Strips and Adjacent Wheat Fields. - Environmental Entomology 28(4): 597-607.
- French, B.W., Elliott, N.C. & Berberet, R.C. (1998): Reverting conservation reserve program lands to wheat and livestock production: effects on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages. - Environmental Entomology 27(6): 1323-1335.

- Freude, H., Harde, K.W. & Lohse, G.A. (1976): Die Käfer Mitteleuropa. - Adephaga 1. - Krefeld, Goecke und Evers, 301 S.
- Frielinghaus, M.A. (1994): Landschaftsveränderung eines Flußniederungsgebietes während der letzten 200 Jahre und daraus abgeleitete Entwicklungsziele. - Zeitschrift für Kulturtechnik und Landentwicklung(35): 365-373.
- GAC (2008): Lebensräume der deutschen Laufkäferarten. - Angewandte Carabidologie Suppl. V: in Press.
- Gardner, S.M., Hartley, S.E., Davies, A. & Palmer, S.C.F. (1997): Carabid communities on heather moorlands in northeast Scotland - the consequences of grazing pressure for community diversity. - Biological Conservation 81(3): 275-286.
- Gebert, J. (2006): Die Sandlaufkäfer und Laufkäfer von Sachsen. Teil 1 (Cicindelini-Loricerini). - In: Reinhardt, R. (Hrsg.), Beiträge zur Insektenfauna Sachsens, Band 4. Dresden, Ent. Nachr. Ber. Beih. 10: 180 S.
- Geiser, R. (1992): Auch ohne Homo sapiens wäre Mitteleuropa von Natur aus eine halboffene Weidelandschaft. - Laufener Seminarbeiträge 2/92: 22-34.
- Gibson, C.W.D., Hamblen, C. & Brown, V.K. (1992): Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. - Journal of Applied Ecology 29: 132-142.
- Gitay, H. & Noble, I.R. (1997): What are functional types and how should we seek them? - In: Woodward, F.I. (Hrsg.), Plant functional types - their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge, Cambridge University Press: 3-19.
- Glück, E. & Kreisel, A. (1988): Die Hecke als Lebensraum, Refugium und Vernetzungsstruktur und ihre Bedeutung für die Dispersion von Waldcarabidenarten. - Laufener Seminarbeiträge 10/86: 64-81.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001): Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. - Ecology Letters 4: 379-391.
- Gottschalk, T.K., Diekötter, T., Ekschmitt, K., Weinmann, B., Kuhlmann, F., Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2007): Impact of agricultural subsidies on biodiversity at the landscape level. - Landscape Ecology 22(5): 643-656.
- Grandchamp, A.-C., Bergamini, A., Stofer, S., Niemelä, J., Duelli, P. & Scheidegger, C. (2005): The influence of grassland management on ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in Swiss montane meadows. - Agriculture, Ecosystems and Environment 110(3-4): 307-317.
- Grandchamp, A.-C., Niemelä, J.K. & Kotze, D.J. (2000): The effects of trampling on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban forests in Helsinki, Finland. - Urban Ecosystems 4(4): 321-332.
- Grauvogl, A. & Zerboni, N.V. (1984): Spezielle Ethologie: Schwein. - In: Grauvogl, A. (Hrsg.), Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. Stuttgart, Eugen Ulmer.
- Greenslade, P.J.M. (1964): Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). - Journal of Animal Ecology 33(2): 301-310.
- Grell, H., Grell, O. & Voß, K. (1999): Effektivität von Fördermaßnahmen für Amphibien im Agrarbereich Schleswig-Holsteins. - Naturschutz und Landschaftsplanung 31(4): 108-115.
- Gries, B. (1975): Coleoptera Westfalica: Familia Cicindelidae. - Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen 37(2): 3-12.
- Gries, B., Mossakowski, D. & Weber, F. (1973): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera Cychrus, Carabus und Calosoma. - Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen 35(4): 1-80.
- Grime, J.P. (1974): Vegetation classification by reference to strategies. - Nature 250: 26-31.
- Grime, J.P. (1977): Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. - American Naturalist 111: 1169-1194.

- Grime, J.P. (2001): Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. - Chichester, 2. Aufl., Wiley & Sons, S.
- Großkopf, J. (1989): Die Zonierung der Carabidenfauna in Kalk-Magerrasen des Weserberglandes. - Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend 30: 151-181.
- Grosskopf, J. (1989): Die Zonierung der Carabidenfauna in Kalk-Magerrasen des Weserberglandes. - Ber. Naturwiss. Verein Bielefeld u. Umgegend 30: 151-181.
- Grube, R. & Beyer, W. (1997): Einfluss eines naturnahen Überflutungsregimes auf die räumlich-zeitliche Dynamik der Spinnen- und Laufkäferfauna am Beispiel des Deichvorlandes der Unteren Oder. - In: Hildebrandt, J. (Hrsg.), Einfluß von Vernässung und Überstauung auf Wirbellose. Arbeitsber. Landschaftsökol. Münster, 18: 209-226.
- Gruttke, H. (1994): Dispersal of carabid species along a linear sequence of young hedge plantations. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), Carabid beetles: Ecology & Evolution. Kluwer Academic Publishers: 299-303.
- Gugic, G. (1996): Die Hudewirtschaft der Sava-Auen. - In: Matthes, H.-D. (Hrsg.), Landschaftspflege mit Nutztieren und nachhaltige Landbewirtschaftung. - 2. Lenzener Gespräche, Lenzen / Brandenburg, Auswertungs- und Informationsdienst für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (AID) e.V.: 88-98.
- Günther, J. & Hölscher, B. (2004): Verbreitung, Populations- und Nahrungsökologie von *Elaphrus aureus* in Nordwestdeutschland (Coleoptera, Carabidae). - Angewandte Carabidologie 6: 15-27.
- Hamm, F. (1976): Naturkundliche Chronik N-W Deutschland. -, S.
- Handke, K. (1995): Zur Laufkäferfauna eines Bremer Flußmarschengebietes (Niedervieland/ Ochtumniederung/ Ochtumsand). - Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz 4: 203-225.
- Handke, K. & Menke, K. (1995): Laufkäferfauna von Röhrichten und Grünlandbrachen. Naturschutzbedeutung feuchter Brachflächen in der Bremer Flußmarsch. - Naturschutz und Landschaftsplanung 27(3): 106-114.
- Harry, I., Aßmann, T., Rietze, J. & Trautner, J. (2005): Der Hochmoorlaufkäfer *Carabus menetriesi* im voralpinen Moor- und Hügelland Bayerns. - Angewandte Carabidologie Suppl. IV: 53-64.
- Hartke, A., Drummond, F.A. & Liebman, M. (1998): Seed feeding, seed caching, and burrowing behaviors of *Harpalus rufipes* De Geer larvae (Coleoptera: Carabidae) in the Maine potato agroecosystem. - Biol control 13(2): 91-100.
- Hartley, D.J., Koivula, M.J., Spence, J.R., Pelletier, R. & Ball, G.E. (2007): Effects of urbanization on ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) of grassland habitats in western Canada. - Ecography 30(5): 673-684.
- Haysom, K.A., McCracken, D.I., Foster, G.N. & Sotherton, N.W. (2004): Developing grassland conservation headlands: response of carabid assemblage to different cutting regimes in a silage field edge. - Agriculture Ecosystems and Environment 102(3): 263-277.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.-P., van Wingerden, W.K.R.E., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. & Bugter, R. (2007): How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. - Journal of Applied Ecology 44(2): 340-351.
- Herold, P. (2001): Auswirkungen einer Freiland-Schweinehaltung auf die Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) von Auengrünland. - In: Schmidt, A. (Hrsg.), "Wenn der Bock zum Gärtner wird..." - Ergebnisse naturschutzorientierter Untersuchungen zum Thema Landschaftspflege durch Beweidung, Wetzlar, NZH-Verlag: 225-283.
- Hester, A.J. & Baillie, G.J. (1988): Spatial and temporal patterns of heather use by sheep and red deer within natural grass/heather mosaics. - Journal of Applied Ecology 28: 205-227.

- Heydemann, B. (1956): Über die Bedeutung der Formalinfallen für die zoologische Landesforschung. - Faun. Mitt. Norddeutschland 6: 19-24.
- Heydemann, B. (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. - Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg 20: 332-347.
- Heydemann, B. (1964): Die Carabiden der Kulturbiotope von Binnenland und Nordseeküste - ein ökologischer Vergleich (Coleopt., Carabidae). - Zool. Anz. 172(1): 4-86.
- Hill, B.T., Beck, L.A. & Beinlich, B. (2004): Reaktionen der Laufkäferzönose eines brachgefallenen Kalk-Ackers auf extensive Schweinebeweidung. - Angewandte Carabidologie Suppl. III: 3-15.
- Hill, B.T., Beinlich, B., Köstermeyer, H. & Beck, L.A. (2005a): Die Schweineweide als Lebensraum für Vögel (Aves) und Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae), dargestellt am Beispiel des Echeler Bruchs in der Warburger Börde (Kreis Höxter). - Beiträge zur Naturkunde zwischen Egge und Weser 17: 98-119.
- Hill, B.T., Beinlich, B. & Plachter, H. (1999): Habitat preference of *Lestes barbarus* (FABRICIUS, 1798) (Odonata, Lestidae) on a low-intensity cattle pasture in the Sava floodplain (Croatia). - Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 29: 539-545.
- Hill, B.T., Beinlich, I., Beinlich, B. & Beck, L.A. (2005b): Zur Aktivität epigäischer Invertebraten auf Schweineweiden. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 193-197.
- Hill, B.T., Köstermeyer, H. & Beinlich, B. (2000): Pigs - the forgotten grazing animal. - La Canada 13: 6-7.
- Himmler, H. & Hünereuth, K. (1996): Schweineweiden und Landespflege. Nutzt oder verpaßt der Naturschutz eine Chance? - Pollichia-Kurier 12(4): 150-154.
- Hofmann, R.R., Cornelius, R., Scheibe, K.-M. & Lindner, U. (1998): Pilotprojekt zur Gestaltung naturnaher Ökosysteme durch komplementäre Großsäuger-Artengemeinschaften in Brandenburg (Multi-Spezies-Projekt, MSP). - In: Hofmann, R.R. (Hrsg.), Extensive Haltung robuster Haustierrassen, Wildtiermanagement, Multi-Spezies-Projekte - Neue Wege in Naturschutz und Landschaftspflege?, Berlin: 101-108.
- Hofstetter, M. & Voss, B. (2008): Dringender Reformbedarf bei der Bioenergieerzeugung. Aktuelle Entwicklungstendenzen bei der Nutzung nachwachsender Rohstoffe. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2008. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 25-30.
- Holland, J.M. & Luff, M.L. (2000): The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. - Integrated Pest Management Reviews 5: 109-129.
- Holste, U. (1974): Faunistisch-ökologische Untersuchungen zur Carabiden- und Chrysomelidenfauna (Coleoptera, Insecta) xerothermer Standorte im Oberen Weserbergland. - Abh. Westf. Landesmuseum f. Naturkunde Münster 36(4): 28-53.
- Holt, R.D., Lawton, J.H., Polis, G.A. & Martinez, N.D. (1999): Trophic rank and the species-area relationship. - Ecology 80: 1495-1504.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D. & Tschamntke, T. (2007): Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context. - Oikos 117(3): 354-361.
- Honek, A. (1993): Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A general Relationship. - Oikos 66(3): 483-492.
- Huk, T. & Kuehne, B. (1999): Substrate selection by *Carabus clatratus* (Coleoptera, Carabidae) and its consequences for offspring development. - Oecologia 121(3): 348-354.
- Humphrey, J.W. & Patterson, G.S. (2000): Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. - Journal of Applied Ecology 37(6): 986-996.

- Huss, H.-H. (2005): Fallbeispiel: Pilotprojekt Hutwaldbeweidung mit Schweinen. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 39-47.
- Irmeler, U. & Gürlich, S. (2004): Die ökologische Einordnung der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae) in Schleswig-Holstein. - Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Suppl. 32: 1-117.
- Ishitani, M., Kotze, D.J. & Niemelä, J.K. (2003): Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan. - *Ecography* 26(4): 481-489.
- Jäckle, S. (2009): Erhält Cross Compliance die Kulturlandschaft? Erfahrungen und Beobachtungen aus den Weidbergen im Schwarzwald. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2009. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 142-146.
- Jahn, R., Tischer, S. & Bierke, A. (2005): Bodenökologische Auswirkungen der Schweinefreilandhaltung und Bewertung hinsichtlich des Bodenschutzes. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 77-91.
- Jasper, U. (2004): Die EU-Agrarreform ist beschlossen. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2004. Rheda-Wiedenbrück / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 41-49.
- Jasper, U. (2005): Eine Reform, die Arbeit lässt. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2005. Rheda-Wiedenbrück / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 34-41.
- Jasper, U. (2008): "Gesundheitscheck" zeigt dringenden Behandlungsbedarf bei der EU-Agrarpolitik. EU legt erstes Papier zur Überprüfung der Gemeinsamen Agrarpolitik vor. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2008. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 31-35.
- Jasper, U. (2009): EU-Agrarpolitik fiebrig, Behandlung verweigert. Beim Health Check setzen sich die bisherigen Profiteure durch - zulasten von Milchbauern, Arbeit und Umwelt. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2009. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 64-68.
- Joger, H.G. (1995): Untersuchungen zur epigäischen Fauna von Halbtrockenrasen: Anpassungen von Laufkäfern und Spinnen an einen Extrem-Lebensraum. - Göttingen, Cuvillier-Verlag, 226 S.
- Jorgensen, H.B. & Toft, S. (1997): Role of granivory and insectivory in the life cycle of the carabid beetle *Amara similata*. - *Ecological Entomology* 22(1): 7-15.
- Kaden, V., Lange, E. & Faust, A. (2007): Impfung von Wildschweinen gegen Schweinepest. Erfahrungen aus einer mehr als 10-jährigen Anwendung in Deutschland. - Forschungsreport 2007(2): 34-37.
- Kaden, V. & Müller, T. (2001): Gefährliche Verwandtschaft. Schwarzwild - ein natürliches Reservoir für Infektionserreger und Ansteckungsquelle für Hausschweine? - Forschungsreport 2001(1): 24-28.
- Kahmen, S. (2004): Plant trait responses to grassland management an succession. - Dissertation, Inst. of Botany, Faculty of Biology, Univ. Regensburg, 122 S.
- Kampf, H. (2000): Großherbivoren in großflächigen Beweidungssystemen - Erfahrungen aus den Niederlanden "Von der Politik zum Management". - Wageningen, Ministerium für Landwirtschaft, Naturschutz und Fischerei, 20 S.
- Keck, A. (1927): Ueber die Hude in der Bredenborner Feldmark. - In: (Hrsg.), Heimatbuch des Kreises Höxter. Paderborn, 2. Band: 83-85.
- Kegel, B. (1990): Diurnal activity of Carabid beetles living on arable land. - In: Stork, N.E. (Hrsg.), The role of ground beetles in ecological and environmental studies. Newcastle, Intercept: 65-76.
- Kiechle, J. (1995): Der Einfluß der Beweidung auf die Fauna aus der Sicht des Naturschutzes. - Beiträge d. Akademie f. Natur- und Umweltschutz Baden-Württemberg 18: 37-49.

- Kielhorn, K.-H. (2004): Entwicklung von Laufkäfergemeinschaften auf forstlich rekultivierten Kippenstandorten des Lausitzer Braunkohlenreviers. - Cottbus, Brandenburgische Technische Universität, 189 S.
- Kinnunen, H. & Tiainen, J. (1999): Carabid distribution in a farmland mosaic: The effect of patch type and location. - *Annales Zoologici Fennici* 36(3): 149-158.
- Kleijn, D., Baquero, R.A., Clough, Y., Diaz, M., Esteban, J., Fernandez, F., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Johl, R., Knop, E., Kruess, A., Marshall, E.J.P., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., Verhulst, J., West, T.M. & Yela, J.L. (2006): Mixed biodiversity benefits of agri-environment schemes in five European countries. - *Ecology Letters* 9(3): 243-254.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N., Smit, J., Brak, B. & Groeneveld, R. (2004): Ecological Effectiveness of Agri-Environment Schemes in Different Agricultural Landscapes in The Netherlands. - *Conservation Biology* 18(3): 775-786.
- Kleijn, D. & Sutherland, W.J. (2003): How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? - *Journal of Applied Ecology* 40(6): 947-969.
- Klieber, A., Schröder, U. & Irmeler, U. (1995): Der Einfluß der Mahd auf die Arthropoden des Feuchtgrünlandes. - *Zeitschrift f. Ökologie u. Naturschutz* 4: 227-237.
- Knauer, N. (1992): Welche Biotope bzw. Standorte kommen für eine Beweidung mit Nutztieren in Frage? - In: (Hrsg.), *Landschaftspflege mit Nutztieren*, Lenzen / Brandenburg, Auswertungs- und Informationsdienst für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (AID) e.V.,: 6-30.
- Knaust, H.-J. (1986): Durch Trockenheit bedingte Ortsveränderungen bei *Carabus nemoralis* (Coleoptera: Carabidae) in einer Sandgrube. - *Natur und Heimat* 46(4): 131-134.
- Knaust, H.-J. (1987): Beitrag zur Ökologie von *Carabus nemoralis* Müller 1764 (Coleoptera, Carabidae). - *Drosophila* '87(2): 121-128.
- Knaust, H.-J. (1991): Untersuchungen zum Wanderverhalten von Laufkäfern in Feldkulturen (Col., Carabidae). - *Decheniana* 144: 120-128.
- Koch, K. (1989): Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie Bd. 1. - Krefeld, Goecke & Evers, 440 S.
- Koivula, M. & Niemelä, J. (2003): Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). - *Ecography* 26(2): 179-187.
- Kokta, C. (1988): Beziehungen zwischen der Verunkrautung und phytophagen Laufkäfern der Gattung *Amara*. - *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft* 247: 139-145.
- Kokta, C. (1989): Auswirkungen abgestufter Intensität der Pflanzenproduktion auf Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae). - *Mitt. Dtsch. Ges. Angew. Ent.* 7: 108-112.
- Köstermeyer, H., Beinlich, B. & Beck, L.A. (2005): Schweineweiden als Nahrungsquelle für blütenbesuchende Insekten. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. NNA-Berichte 18: 198-207.
- Kreyer, D. (2000): Auswirkungen der Landschaftspflegemaßnahme Schweinefreilandhaltung auf Phyto- und Laufkäferzönosen (Coleoptera: Carabidae) ausgewählter Grünlandstandorte. - Diplomarbeit, FB Biologie, FG Naturschutz, Philipps-Universität Marburg, 95 S.
- Kromp, B. (1989): Carabid beetle communities (Carabidae, Coleoptera) in biologically and conventionally farmed agroecosystems. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 27: 241-251.
- Kromp, B. (1999): Carabid beetles in sustainable agriculture: A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74(1-3): 187-228.
- Kruskal, J.B. (1964): Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. - *Psychometrika* 29: 115-129.
- Lang, O. & Pütz, S. (1999): Frühjahrsbesiedlung eines im Winter überfluteten Naßpolders durch Laufkäfer und Spinnen im Nationalpark Unteres Odertal. - In: Weigmann, G.

- (Hrsg.), Das Untere Odertal. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Bd. 9: 171-195.
- Langmaack, M., Land, S. & Büchs, W. (2001): Effects of different field management systems on the carabid coenosis in oil seed rape with special respect to ecology and nutritional status of predacious *Poecilus cupreus* L. (Col., Carabidae). - Journal of Applied Entomology 125(6): 313-320.
- Larsson, S.G. (1939): Entwicklungstypen und Entwicklungszeiten der dänischen Carabiden. - Entomol. Meddr. 20: 277-560.
- Laval, G., Iannucelli, N., Legault, C. & et al. (2000): Genetic diversity of eleven European pig breeds. - Genetics Selection Evolution 32: 187-203.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997): Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. - Trends in Ecology and Evolution 12: 474-478.
- Lederbogen, D., Rosenthal, G., Scholle, D., Trautner, J., Zimmermann, B. & Kaule, G. (2004): Allmendweiden in Südbayern: Naturschutz durch landwirtschaftliche Nutzung. - Bonn - Bad Godesberg, BfN, 469 S.
- Lehmann, S., Persigehl, M., Rosenkranz, B., Falke, B. & Aßmann, T. (2004a): Laufkäfer-Gemeinschaften (Coleoptera, Carabidae) xerothermer Sandrasen und ihre Abhängigkeit von Beweidungsmaßnahmen. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 78: 119-127.
- Lehmann, S., Persigehl, M., Rosenkranz, B., Falke, B., Günther, J. & Aßmann, T. (2004b): Struktur von Laufkäfer-Gemeinschaften (Coleoptera: Carabidae) in größtenteils beweideten Sandfluren des Emslandes. - NNA-Berichte 17(1): 147-159.
- Leondorakis, K. (2005): Die Genehmigungsvoraussetzungen für eine extensive Freilandhaltung von Schweinen. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 232-239.
- Lindroth, C.H. (1945): Die fennoskandischen Carabiden, Spezieller Teil. - Göteborg, Göteborgs Kungl. Vetenskapsoch Vitterhets-Samhälles Handlingar, 709 S.
- Lindroth, C.H. (1946): Inheritance of wing dimorphism in *Pterostichus anthracinus* Ill. - Hereditas 32: 37-40.
- Lindroth, C.H. (1949): Die fennoskandischen Carabiden, eine tiergeographische Studie. III: Allgemeiner Teil. -, 911 S.
- Lindroth, C.H. (1985): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Part I. - Fauna Ent. Scandinavia 15(1): 1-225.
- Lindroth, C.H. (1986): The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Part 2. - Fauna Ent. Scandinavia 15(1): 226-497.
- Linhard, C., Grawe, F., Kreyer, D., Moog, D., Neugebauer, K.R., van Rhemen, K. & Poschlod, P. (2005): Die Gründlandvegetation auf fünf neu eingerichteten Schweineweiden in Mitteleuropa. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. NNA-Berichte 18: 103-111.
- Löhn, J. (1997): Faunistische Untersuchungen zur Effizienz einer "Dreifelderwirtschaft" auf Grünland bezüglich der Zielsetzungen des Vertragsnaturschutzes. - unveröff. Bericht, Berlin.
- Lompe, A. (1989): Ergänzungen und Berichtigungen zu Freude-Harde-Lohse "Die Käfer Mitteleuropas" Band 2, U.O Adephaga. - In: Lucht, W. (Hrsg.), Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld, Goecke & Evers, 12: 23-59.
- Losch, S. & Dosch, F. (1997): Erwartete freifallende Flächen in der Landwirtschaft - Chance für eine naturnähere Landnutzung? - Schriftenreihe des Deutschen Rates für Landschaftspflege 67: 28-36.
- Loucougaray, G., Bonis, A. & Bouzille, J.-B. (2004): Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. - Biological Conservation 116: 59-71.

- Lövei, G.L. & Magura, T. (2006): Body size changes in ground beetle assemblages - a reanalysis of Braun *et al.* (2004)'s data. - *Ecological Entomology* 31(5): 411-414.
- Lozan, J.L. & Kausch, H. (1998): *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler*. - Berlin, 2. überarb. u. erg. Aufl., Parey Buchverlag, 287 S.
- Luff, M.L. (1975): Some factors influencing the efficiency of pitfall traps. - *Oecologia* 19: 345-357.
- Luff, M.L. (1978): Diel activity patterns of some field Carabidae. - *Ecological Entomology* 3: 53-62.
- Luff, M.L. (1980): The biology of the ground beetle *Harpalus rufipes* in a strawberry field in Northumberland. - *Ann. appl. Biol.* 94: 153-164.
- Luff, M.L. (1986): Aggregation of some Carabidae in Pitfall Traps. - In: den Boer, P.J. (Hrsg.), *Carabid Beetles*. Stuttgart - New York, G. Fischer Verlag.
- Luff, M.L. (1996): The use of carabids as environmental indicators in grassland and cereals. - *Annales Zoologici Fennici* 33: 185-195.
- Luff, M.L. & Rushton, S.P. (1989): The ground beetle and spider fauna of managed and unimproved upland pasture. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 25: 195-205.
- Luick, R., Müller, B. & Springorum, J. (2008): Erneuerbare Energien im ländlichen Raum. Nachhaltige Ressourcenbewirtschaftung und regionalwirtschaftliche Potenziale. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), *Kritischer Agrarbericht 2008*. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 152-157.
- Luka, H., Pfiffner, L. & Niggli, U. (2000): Impact of various crops on ground beetles (Coleoptera, Carabidae). - *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel* 50(1): 18-38.
- Maas, S. (1999): Zur Laufkäferfauna der Bachauen im mittleren Saarland. - *Angewandte Carabidologie Suppl.* 1: 55-74.
- Magura, T., Tothmeresz, B. & Lövei, G.L. (2006): Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient. - *Basic and Applied Ecology* 7(5): 472-482.
- Magura, T., Tothmeresz, B. & Molnar, T. (2004): Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. - *Landscape Ecology* 19(7): 747-759.
- Mährlein, A. (2005): Schweinefreilandhaltung aus agrarwissenschaftlicher und sozioökonomischer Sicht. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 208-220.
- Makarov, K.V. (1994): Annual reproduction rhythms of ground beetles: a new approach to the old problem. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), *Carabid beetles: Ecology & Evolution*. Kluwer Academic Publishers: 177-182.
- Malten, A. (2005): Der Hirschkäfer: Auffällig aber heimlich. - *Natur und Museum* 135(5/6): 126-127.
- Manderbach, R. (1998): Lebensstrategien und Verbreitung terrestrischer Arthropoden in schotterreichen Flußauen der Nordalpen. - Marburg, Görich & Weihershäuser, 209 S.
- Manzke, U. & Podlousky, R. (1995): Der Laubfrosch *Hyla arborea* L. in Niedersachsen und Bremen - Verbreitung, Lebensraum, Bestandssituation. - In: Geiger, A. (Hrsg.), *Der Laubfrosch (Hyla arborea) - Ökologie und Artenschutz*. Bonn, DGHT, 6: 57-72.
- Marggi, W.A. (1992): *Faunistik der Sandlaufkäfer und Laufkäfer der Schweiz (Cicindelidae & Carabidae, Coleoptera)*. Teil I, Text. - Neuchatel, S.
- Martikainen, P., Kouki, J. & Heikkala, O. (2006): The effects of green tree retention and subsequent prescribed burning in ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal pine-dominated forests. - *Ecography* 29(5): 659-670.
- Matalin, A.V. (1994): The strategy of dispersal behaviour in some Carabidae of Southeastern Europe. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 51: 183-188.
- McCracken, D.I. & Tallwin, J.R. (2004): Swards and structure: the interactions between farming practices and bird food resources in lowland grasslands. - *Ibis* 146: 108-114.

- McCune, B. (1994): Improving community analysis with the Beals smoothing function. - *Ecoscience* 1: 82-86.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002): *Analysis of Ecological Communities*. - Gleneden Beach, Oregon, MjM Software Design, 256 S.
- McFerran, D.M., Meharg, M.J., Montgomery, W.I. & McAdam, J.H. (1994): The impact of grazing on communities of ground-dwelling beetles (Coleoptera: Carabidae) in upland vegetation in north-east Ireland. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), *Carabid beetles: Ecology & Evolution*. Kluwer Academic Publishers: 325-330.
- Meier, E. (1995): Bestandsentwicklung des Laubfrosches (*Hyla arborea* L.) in der westfälischen Bucht. - In: Geiger, A. (Hrsg.), *Der Laubfrosch (Hyla arborea) - Ökologie und Artenschutz*. Bonn, DGHT, 6: 73-94.
- Meijer, J. (1974): A comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a new polder. - *Oecologia* 16(3): 185-208.
- Meißner, A. (1998): Die Bedeutung der Raumstruktur für die Habitatwahl von Lauf- und Kurzflügelkäfern (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae). - Dissertation, Inst. für Ökologie & Biologie, TU Berlin, 184 S.
- Melbourne, B.A. (1999): Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: An experimental evaluation. - *Australian Journal of Ecology* 24(3): 228-239.
- Melis, C., Buset, A., Aarrestad, P.A., Hanssen, O., Meisingset, E.L., Andersen, R., Moksnes, A. & Røskaft, E. (2006a): Impact of Red Deer *Cervus elaphus* Grazing on Bilberry *Vaccinium myrtillus* and Composition of Ground Beetle (Coleoptera, Carabidae) Assemblage. - *Biodiversity and Conservation* 15(6): 2049-2059.
- Melis, C., Sundby, M., Andersen, R., Moksnes, A., Pedersen, B. & Røskaft, E. (2006b): The role of moose *Alces alces* L. in boreal forest – the effect on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) abundance and diversity. - *Biodiversity and Conservation* 16(5): 1321-1335.
- Menke, K. (2000): Die Laufkäferfauna von Röhrichen, Grünland und Grünlandbrachen im Werderland bei Bremen. - *Angewandte Carabidologie* 2/3: 19-36.
- Micklich, D. (1996): Die Wirkung der Weidehaltung verschiedener Schweinerassen auf die Sukzession von Flußauengrünland und den physiologischen Zustand der Sauen. - Dissertation, Agrarwissenschaftliche Fakultät, Universität Rostock, 154 S.
- Micklich, D., Matthes, H.-D. & Möhring, H. (1996): Einsatz verschiedener Schweinerassen in der Landschaftspflege und ihre Wirkung auf die natürliche Sukzession. - Auenreport. Beiträge aus dem Naturpark "Brandenburgische Elbtalaue": 28-34.
- Morris, M.G. (2000): The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. - *Biol. Cons.* 95(2): 129-142.
- Morwinsky, T. & Bauer, T. (1997): Prediction of life style by eye morphology in Bembidion species (Coleoptera, Carabidae). - *Pedobiologia* 41(5): 472-480.
- Mossakowski, D. & Främbis, H. (1993): Carabiden als Indikatoren der Auswirkungen von Wiedervernässungsmaßnahmen auf die Fauna im Leegmoor. - *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* 29: 79-114.
- Mühlenberg, M. (1993): *Freilandökologie*. - Heidelberg, 3. überarb., Quelle & Meyer, 512 S.
- Müller, J., Schmitz, M., Volpers, M. & Gerken, B. (1990): Beiträge zu einer Übersichtskartierung der Artengruppen der Springschrecken und Laufkäfer, als Grundlage für die Fortschreibung des Biotopkatasters und der Erstellung eines Schutzzielkonzeptes für den Kreis Höxter. - unveröff. Gutachten, Höxter.
- Müller, J.K. & Kaschuba, A. (1986): Biological Significance of the Seasonal Distribution of Activity of *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) (Coleoptera, Carabidae). - In: Weber, F. (Hrsg.), *Carabid beetles: their adaptations and dynamics*. Stuttgart, Fischer: 173-180.
- Müller, J.M. (1984): Die Bedeutung der Fallenfang-Methode zur Lösung ökologischer Fragestellungen. - *Zool. Jb. Syst.* 111: 281-305.

- Müller, S. (2001): II 4: Laufkäfer (Carabidae). - In: Beylich, A. (Hrsg.), Möglichkeiten und Grenzen der Auenwaldentwicklung und Auenregeneration am Beispiel von Naturschutzprojekten an der Unteren Mittelbe (Brandenburg). Teilprojekt 5: Zoologie. Hamburg: 124-169.
- Müller-Motzfeld, G. (2001): Laufkäfer in Wäldern Deutschlands. - Angewandte Carabidologie Suppl. II: 9-20.
- Müller-Motzfeld, G. (2004): Xerotherme Laufkäfer in Deutschland - Verbreitung und Gefährdung. - Angewandte Carabidologie Suppl. III: 27-44.
- Münch, W. (1997): Ameisen und Laufkäfer von Wacholderheiden und sonstigen Kalkmagerstandorten der Schwäbschen Alb - Vorläufige Ergebnisse. - Veröff. Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ. 71/72(2): 513-601.
- Navntoft, S., Esbjerg, P. & Riedel, W. (2006): Effects of reduced pesticide dosages on carabids (Coleoptera: Carabidae) in winter wheat. - Agricultural and Forest Entomology 8(1): 57-62.
- Neugebauer, K.R. (2004): Auswirkung der extensiven Freilandhaltung von Schweinen auf Gefäßpflanzen in Grünlandökosystemen. - Berlin, J. Cramer, 251 S.
- Neugebauer, K.R., Beinlich, B. & Poschlod, P., Eds. (2005a): Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. - NNA-Berichte 18.
- Neugebauer, K.R., Flegler, J., Grawe, F. & Poschlod, P. (2005b): Welchen Einfluss haben Schweine auf die Vegetation? - Vom Verhalten zur Botanik. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 123-129.
- Neugebauer, K.R., Kreyer, D. & Poschlod, P. (2005c): Wie verändert sich Grünlandvegetation bei Schweinebeweidung? - Ergebnisse von dreijährigen Dauerbeobachtungen auf neu eingerichteten Schweineweiden. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 112-122.
- Neugebauer, K.R., Linhard, C. & Poschlod, P. (2005d): Offenhaltung durch Schweine? - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 158-162.
- Neugebauer, K.R. & Poschlod, P. (2005a): Auswirkung der Schweinefreilandhaltung auf gefährdete Pflanzenarten. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte: 147-149.
- Neugebauer, K.R. & Poschlod, P. (2005b): Schweineweiden - ein Eldorado für Ackerwildkräuter (Segetalarten)? - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 144-146.
- Niemelä, J., Kotze, J., Ashworth, A., Brandmayr, P., Desender, K., New, T., Penev, L., Samways, M.J. & Spence, J.R. (2000): The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: A global network. - Journal of Insect Conservation 4(1): 3-9.
- Niemelä, J.K., Kotze, D.J., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J., Hartley, D. & de Oca, E.M. (2002): Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. - Landscape Ecology 17(5): 387-401.
- Nobis, M. (2000). Eine Methode zur Untersuchung der horizontalen Vegetationsstruktur (Positiometer). - Freiburg, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- Nobis, M. (2005): SideLook 1.1 - Imaging software for the analysis of vegetation structure with true-colour photographs. - <http://www.appleco.ch>.
- Notter, D.R. (1999): The importance of genetic diversity in livestock populations of the future. - Journal of Animal Science 77(1): 61-69.
- Nürnberg, K. & Ender, K. (2001): Weidehaltung und Fleischqualität. - Forschungsreport 2001(1): 39-41.
- Olf, H. & Ritchie, M.E. (2002): Fragmented nature: consequences for biodiversity. - Landscape and Urban Planning 58: 83-92.

- Oppermann, R. (1989): Ein Meßinstrument zur Ermittlung der Vegetationsdichte in grasig-krautigen Pflanzenbeständen. - *Natur und Landschaft* 64(7/8): 332-338.
- Oppermann, R. & Briemle, G. (2002): Blumenwiesen in der landwirtschaftlichen Förderung. Erste Erfahrungen mit der ergebnisorientierten Förderung im baden-württembergischen Agrar-Umweltprogramm MEKA II. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 34(7): 203-209.
- Oppermann, R. & Luick, R. (1999): Extensive Beweidung und Naturschutz. Charakterisierung einer dynamischen und naturverträglichen Landnutzung. - *Natur und Landschaft* 79(10): 411-419.
- Paill, W. (2003): *Amara pulpani* Kult, 1949 - eine valide Art in den Ostalpen (Coleoptera, Carabidae). - *Revue Suisse de Zoologie* 110: 437-452.
- Pearsall, I.A. & Walde, S.J. (1995): A comparison of epigaeic Coleoptera assemblages in organic, conventional, and abandoned orchards in Nova Scotia, Canada. - *Canadian Entomologist* 127(5): 641-658.
- Persigehl, M., Lehmann, S., Vermeulen, H.J., Rosenkranz, B., Falke, B. & Aßmann, T. (2004): Kolonisation restituierter Sandrasen im Darmstädter Flugsangebiet und im mittleren Emsland durch Laufkäfer. - In: Kratochwil, A. (Hrsg.), *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* Schneverdingen, NNA-Berichte, 17/1: 161-177.
- Petrak, M. (1998): Rotwild (*Cervus elaphus* L., 1758) als Pflegefaktor für bärwurzreiche Magertriften in der Eifel. - In: Hofmann, R.R. (Hrsg.), *Extensive Haltung robuster Haustierrassen, Wildtiermanagement, Multi-Spezies-Projekte - Neue Wege in Naturschutz und Landschaftspflege?*, Berlin, IZW: 74-80.
- Pfeiler, U. (1999): Ergebnisse von Untersuchungen zur Bodenbelastung bei der Freilandhaltung von Schweinen. -, Landwirtschaftlich-Gärtnerische Fakultät, Humboldt-Universität, S.
- Pfiffner, L. & Luka, H. (1999): Faunistische Erfolgskontrolle von unterschiedlichen Anbausystemen und naturnahen Flächen im Feldbau - Bedeutung des ökologischen Landbaus. - In: Büchs, W. (Hrsg.), *Nicht bewirtschaftete Areale in der Agrarlandschaft - ihre Funktionen und ihre Interaktionen mit landnutzungsorientierten Ökosystemen*. Berlin-Dahlem, Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, 368: 57-68.
- Pfiffner, L. & Luka, H. (2003): Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders – a paired farm approach. - *Basic and Applied Ecology* 4(2): 117-127.
- Pfiffner, L. & Niggli, U. (1996): Effects of bio-dynamic, organic and conventional farming on ground beetles (Col. Carabidae) and other epigaeic arthropods in winter wheat. - *Biological Agriculture and Horticulture* 12: 353-364.
- Philippi, G. (1969): Zur Verbreitung und Soziologie einiger Arten der Zwergbinsen- und Strandlingsgesellschaften im badischen Oberrheingebiet. - *Mitt. bad. Landesver. Naturk. u. Naturschutz* 10: 139-172.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985): The ecology of natural disturbances and patch dynamics. - Orlando, Academic Press, ??? S.
- Piörr, H.-P. (2003): Environmental policy, agri-environmental indicators and landscape indicators. - *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98(1-3): 17-33.
- Plachter, H., Bontjer, A., Conradi, M., Hampicke, U., Hauck, M., Kostrzewa, S., Popp, A., Roedenbeck, I. & Rühls, M. (2004): Großflächige Nutztierbeweidung: eine naturfördernde Entwicklungsalternative für "Periphere Räume" zentraleuropäischer Mittelgebirge. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 78: 219-243.
- Plarre, W. (1999): Die Rückzüchtung eines mittelalterlichen Weideschweins. - *Natur- und Kulturlandschaft* 3: 178-186.
- Plochmann, R. (1979): *Mensch und Wald*. - München, Kindler, 157-198 S.
- Pollet, M. & Desender, K. (1987): Feeding ecology of grassland-inhabiting carabid beetles (Carabidae, Coleoptera) in relation to the availability of some prey groups. - *Acta Phytopath. Entom. Hung.* 22: 223-246.

- Poppinga, O. (2008): Hat es einen Ruck gegeben? Überlegungen zum Preissprung bei Getreide, Raps und Milch im Spätsommer 2007. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2008. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 36-45.
- Poppinga, O. & Hofstetter, M. (2003): Halbzeit: Zeit für Umstellungen. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2003. Rheda-Wiedenbrück / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 39-47.
- Porzig, E. & Sambras, H.H. (1991): Nahrungsaufnahmeverhalten landwirtschaftlicher Nutztiere. - Berlin, 1., Deutscher Landwirtschaftsverlag, 404 S.
- Poschlod, P. (2005): Die Flora und Vegetation der Schweineweiden - ein Vergleich historischer floristischer Daten mit der Flora und Vegetation historisch alter Schweineweiden in den Save-Auen (Kroatien). - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 25-31.
- Poschlod, P., Beinlich, B., Hill, B.T., Neugebauer, K.R., Dieterich, M., Flegler, J., Hartung, J., Jahn, R., Köstermeyer, H., Linhard, C., Mährlein, A., Mitlacher, K., Thies, K., Tischer, S., van Rhemen, K., Waldmann, K.-H. & Willerding, C. (2004): Perspektiven der extensiven Schweinefreilandhaltung aus der Sicht des Naturschutzes und der Landwirtschaft. - Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 78: 445-467.
- Poschlod, P. & Ittel, A. (2005): Die Bedeutung der Wühlstellen für Regeneration und Etablierung am Beispiel der Vegetation der Schweineweiden in den Save-Auen (Kroatien). - In: Poschlod, P. (Hrsg.), Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 92-97.
- Poschlod, P., Schneider-Jacoby, M., Köstermeyer, H., Hill, B.T. & Beinlich, B. (2002): Does large-scale, multi-species pasturing maintain high biodiversity with rare and endangered species? - The Sava floodplain case study. - In: Schröder, E. (Hrsg.), Pasture Landscapes and Nature Conservation. Berlin, Springer: 367-378.
- Przybilla, P. (1996): Jungsauen in Freilandhaltung. - Unser Land 12(2): 15-17.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2004): Carabid communities in the spatio-temporal mosaic of a rural landscape. - Landscape and Urban Planning 67: 185-193.
- Purtauf, T., Dauber, J. & Wolters, V. (2005a): The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. - Oecologia 142: 458-464.
- Purtauf, T., Roschewitz, I., Dauber, J., Thies, C., Tschardt, T. & Wolters, V. (2005b): Landscape context of organic and conventional farms: Influences on carabid beetle diversity. - Agriculture, Ecosystems and Environment 108: 165-174.
- Rahmann, G. (2000): Biotoppflege als neue Funktion und Leistung der Tierhaltung. Dargestellt am Beispiel der Entbuschung von Kalkmagerrasen durch Ziegenbeweidung. - Hamburg, Dr. Kovac Verlag, 408 S.
- Raskin, R. (1993): Der Einfluß des Ackerrandstreifenprogramms auf die Entwicklung der Syrphiden- und Carabiden-Fauna auf Agrarflächen. - Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 8: 391-396.
- Raths, U. & Riecken, U. (1999): Laufkäfer im Drachenfelder Ländchen. Tierwelt in der Zivilisationslandschaft, Teil III. - Bonn, Bad Godesberg, BfN, 156 S.
- Raunkiaer, C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. Being the collected papers of C. Raunkiaer, translated into English by H.G. Carter, A. G. Tansey and Miss Farnboll. - Oxford, Clarendon Press, S.
- Redecker, B., Finck, P., Härdtle, W., Riecken, U. & Schröder, E. (2002): Pasture landscapes and Nature Conservation. - Berlin, Springer, 450 S.
- Redel, H. (1995): Freilandhaltung ist mehr als eine Überlegung wert. - Unser Land 11(3): 24.
- Reidsma, P., Tekelenburg, T., van den Berg, M. & Alkemade, R. (2006): Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. - Agriculture, Ecosystems and Environment 114(1): 86-102.
- Ribera, I., Doledec, S., Downie, I.S. & Foster, G.N. (2001): Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. - Ecology 82(4): 1112-1129.

- Ribera, I., Foster, G.N., Downie, I.S., McCracken, D.I. & Abernethy, V.J. (1999a): A comparative study of the morphology and life traits of Scottish ground beetles (Coleoptera: Carabidae). - *Annales Zoologici Fennici* 36(1): 21-37.
- Ribera, I., McCracken, D.I., Foster, G.N., Downie, I.S. & Abernethy, V.J. (1999b): Morphological diversity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Scottish agricultural land. - *J. Zool. Lond.* 247: 1-18.
- Riecken, U. (1992): Planungsbezogene Bioindikation durch Tierarten und Tiergruppen - Grundlagen und Anwendung. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 36: 187 S.
- Riecken, U. (2000): Raumeinbindung und Habitatnutzung epigäischer Arthropoden unter den Bedingungen der Kulturlandschaft. - *Tierwelt in der Zivilisationslandschaft*. - Bonn-Bad Godesberg, 195 S.
- Riecken, U., Finck, P. & Härdtle, W. (2004): Weidelandschaften und Wildnisgebiete: Vom Experiment zur Praxis - eine Einführung. - *Schriftenreihe Naturschutz und Landschaftspflege* 78: 9-19.
- Riecken, U., Finck, P. & Schröder, E. (2001): Tagungsbericht zum Workshop "Großflächige halboffene Weidesysteme als Alternative zu traditionellen Formen der Landschaftspflege". - *Natur und Landschaft* 76(3): 125-130.
- Riecken, U. & Schröder, E. (2002): Monitoring und Erfolgskontrolle im Naturschutz - Eine Einführung unter besonderer Berücksichtigung der Laufkäfer. - *Angewandte Carabiologie* 4/5: 49-62.
- Rinne, J.N. (1989): Effects of livestock grazing exclosure on aquatic macroinvertebrates in a montane stream, New Mexico. - 36: 290-311.
- Rösener, W. (1991): Bauern im Mittelalter. - München, Beck, S.
- Rudolph, R. (1976a): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera *Leistus*, *Nebria*, *Notiophilus*, *Blethisa* und *Elaphrus*. - *Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen* 38(2): 3-22.
- Rudolph, R. (1976b): Coleoptera Westfalica: Familia Carabidae, Genera *Perileptus*, *Thalassophilus*, *Epaphius*, *Trechus*, *Trechoblemus* und *Lasiotrechus*. - *Abhandlungen aus dem Landesmuseum für Naturkunde zu Münster in Westfalen* 38(2): 23-30.
- Rushton, S.P., Eyre, M.D. & Luff, M.L. (1990): The effects of management on the occurrence of some carabids in grassland. - In: Stork, N.E. (Hrsg.), *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Andover, Intercept: 209-216.
- Sadler, J.P., Small, E.C., Fiszpan, H., Telfer, M.G. & Niemelä, J.K. (2006): Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. - *Journal of Biogeography* 33(6): 1126-1138.
- Sambras, H.H. (1982): Beurteilung von Verhaltensanomalien aus ethologischer Sicht. - *Tierärztliche Praxis* 10: 441-449.
- Sander, A.-C., Purtauf, T., Wolters, V. & Dauber, J. (2006): Landscape genetics of the widespread ground-beetle *Carabus auratus* in an agricultural region. - *Basic and Applied Ecology* 7: 555-564.
- Sanderson, R.A. (1994): Carabidae and cereals: a multivariate approach. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), *Carabid beetles: Ecology & Evolution*. Kluwer Academic Publishers: 457-463.
- Saska, P. & Honek, A. (2004): Development of the beetle parasitoids, *Brachinus eximius* and *B. crepitans* (Coleoptera, Carabidae). - *Journal of Zoology* 262(1): 29-36.
- Schäfer, M. & Tischler, W. (1983): Ökologie. - Stuttgart, G. Fischer, 354 S.
- Scheffler, I., Kielhorn, K.-H., Wrase, D.W., Korge, H. & Braasch, D. (1999): Rote Liste und Artenliste der Laufkäfer des Landes Brandenburg (Coleoptera: Carabidae). - *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 8(4): 1-27.
- Scherf, B.D. (1995): World Watch List for Domestic Animal Diversity. - Rome, 2. Aufl., S.
- Scherney, F. (2003): Unsere Laufkäfer, ihre Biologie und wirtschaftliche Bedeutung. - *Hohenwarsleben*, 2. unveränd. Aufl., Westarp-Wissenschaften, 78 S.

- Schliemann, S. (2007): Zum Einfluss der Beweidung auf Laufkäfergesellschaften (Coleoptera, Carabidae) in den Küstenüberflutungsmooren der südlichen Ostseeküste. - Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät, Ernst-Moritz-Arndt-Universität, 153 S.
- Schmidt, J. (1994): Revision der mit *Agonum* (s. str.) *viduum* (Panzer, 1797) verwandten Arten (Coleoptera, Carabidae). - Beitr. Ent. 44(1): 3-51.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. (2005): Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. - Journal of Applied Ecology 42(2): 281-287.
- Schneider-Jacoby, M. (1993): Vögel als Indikatoren für das ökologische Potential der Saveauen und Möglichkeit für deren Erhaltung. - Überlingen, Naturerbe Verlag J. Resch, 261 S.
- Schneider-Jacoby, M. & Ern, H. (1990): Save-Auen: Vielfalt durch Überschwemmung. - Radolfzell, Verlag Jürgen Resch, 135 S.
- Schnitter, P.H. (1994): The development of carabid communities from uncultivated fields and meadows in the first five years of a succession. - In: Maelfait, J.-P. (Hrsg.), Carabid beetles: Ecology & Evolution. Kluwer Academic Publishers: 361-366.
- Schöne, F. (2008): Segen oder Fluch? Nachwachsende Rohstoffe und Naturschutz. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2008. Kassel / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 173-177.
- Schreiner, R. (2007): *Elaphrus uliginosus* und *E. cupreus* - Ein ökologischer Vergleich zwischen einer seltenen und einer häufigen Laufkäferart (Coleoptera: Carabidae). - Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Suppl. 34: 1-86.
- Schröter, L. & Irmeler, U. (1999): Einfluß von Bodenart, Kulturfrucht und Feldgröße auf Carabiden-Synusien der Äcker. - Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Suppl. 27: 1-61.
- Schüle, P. & Terlutter, H. (1998): Rote Liste der in Nordrhein-Westfalen gefährdeten Sandlaufkäfer und Laufkäfer. - Angewandte Carabidologie 1: 51-62.
- Schulz, B. (2002): Die Reaktion ausgewählter Tierartengruppen (Coleoptera: Carabidae und Orthoptera: Acrididae) auf eine großflächige Extensivbeweidung am Beispiel der Weidelandschaft Oberes Eidetal. - Dissertation, Agrar- und Ernährungswissenschaftliche Fakultät, Christian-Albrecht-Universität, S.
- Schulz, B. & Reck, H. (2004): Großflächige extensive Beweidung und die Habitate von *Elaphrus uliginosus* im Vergleich zu denen der anderen Elaphrinae Schleswig-Holsteins. - Angewandte Carabidologie 6: 43-54.
- Schweiger, O., Maelfait, J.-P., Wingerden, W.v., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M. & Bugter, R. (2005): Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. - Journal of Applied Ecology 42(6): 1129-1139.
- Schwerk, A. & Abs, M. (1995): Die Populationsdynamik von Laufkäferzönosen auf unterschiedlich rekultivierten Bergehalden. - Decheniana 148: 124-137.
- Sciaky, R. (1991): Bestimmungstabellen der westpaläarktischen Ophonus-Arten. - Acta Coleopter. 7(1): 1-45.
- Silvertown, J. & Dodd, M. (1997): Comparing plants and connecting traits. - In: Harper, J.L. (Hrsg.), Plant life histories. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 3-16.
- Simon, O. & Goebel, W. (1999): Zum Einfluß des Wildschweines (*Sus scrofa*) auf die Vegetation und Bodenfauna einer Heidelandschaft. - Natur- und Kulturlandschaft 3: 172-177.
- Söderström, B. & Pärt, T. (2000): Influence of Landscape Scale on Farmland Birds Breeding in Semi-Natural Pastures. - Conservation Biology 14(2): 522-533.

- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K. & Glimskär, A. (2001): Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. - *Biodiversity and Conservation* 10(11): 1839-1863.
- Sonnenburg, H. & Gerken, B. (2004): Waldweide im Solling - Mit einem neuen Modell auf alten Spuren. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 78: 201-218.
- Southwood, T.R.E. (1977): Habitat, the templet for ecological strategies? - *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- Southwood, T.R.E. (1988): Tactics, strategies and templets. - *Oikos* 52: 3-18.
- Spang, W.D. (1996): Die Eignung von Regenwürmern (Lumbricidae), Schnecken (Gastropoda) und Laufkäfern (Carabidae) als Indikatoren für autotypische Standortbedingungen. - Heidelberg, Selbstverlag, 236 S.
- Speight, M.C.D. & Castella, E. (2001): An approach to interpretation of lists of insects using digitised biological information about the species. - *Journal of Insect Conservation* 5: 131-139.
- Spence, J.R. & Niemelä, J.K. (1994): Sampling carabid assemblages with pitfall traps: The madness and the method. - *Can entomol* 126(3): 881-894.
- Stark, B.A., Machin, D.H. & Wilkinson, J.M. (1990): *Outdoor Pigs. Principles and Practice*. - Marlow Bottom, 1. Auflage, Chalcombe Publications, S.
- Starzomski, B.M. & Srivastava, D.S. (2007): Landscape geometry determines community response to disturbance. - *Oikos* 116(4): 690-699.
- Steinborn, H.-A. & Heydemann, B. (1990): Indikatoren und Kriterien zur Beurteilung der ökologischen Qualität von Agrarflächen am Beispiel der Carabidae (Laufkäfer). - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 32: 165-174.
- Sundermeier, A. (1998): Zur Vegetationsdichte der Xerothermrassen nordwestlich von Halle/Saale - Erfassungsmethoden, strukturelle Vegetationstypen und der Einfluß der Vegetationsdichte auf das reproduktive Potential von Xerothermrassenarten. - Dissertation, Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technische Fakultät, Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, 133 S.
- Suominen, O., Niemelä, J.K., Martikainen, P., Niemela, P. & Kojola, I. (2003): Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. - *Ecography* 26(4): 503-513.
- Sustek, Z. (1987): Changes in body size structure of carabid communities (Coleoptera, Carabidae) along an urbanisation gradient. - *Biologia* 42: 145-156.
- Szyszkowski, J. (1983): State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forests and tentative valuation of this environment. - Warschau, Warsaw Agricultural Univ. Press, S.
- Teichmann, B. (1994): Eine wenig bekannte Konservierungsflüssigkeit für Bodenfallen. - *Entomologische Nachrichten und Berichte* 38(1): 25-30.
- Telfer, M.G., Meek, W.R., Lambdon, P., Pywell, R.F. & Sparks, T.H. (2000): The carabids of conventional and widened field margins. - *Aspects of Applied Biology* 58: 411-416.
- ten Cate, C.L. (1972): Wan god mast gift ... - Bilder aus der Geschichte der Schweinezucht im Walde. - Wageningen, Pudoc, S.
- Thiele, H.U. (1977): Carabid beetles in their environment. - Berlin, Springer, 369 S.
- Thies, K. (2003): Tiergesundheit und seuchenhygienische Aspekte bei extensiver Schweinefreilandhaltung im Rahmen der Landschaftspflege. - Dissertation, Klinik für kleine Klauentiere, Tierärztliche Hochschule Hannover, 171 S.
- Thies, K., Hartung, J. & Waldmann, K.-H. (2005): Voraussetzung für die extensive Schweinefreilandhaltung - Rechtliche Grundlagen. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 227-231.
- Thomas, C.F.G., Parkinson, L., Griffiths, G.J.K., Fernandez Garcia, A. & Marshall, E.J.P. (2001): Aggregation and temporal stability of carabid beetle distributions in field and hedgerow habitats. - *Journal of Applied Ecology* 38(1): 100-109.

- Thomas, F., Hartmann, E., Luick, R. & Poppinga, O. (2004): Die Agrarumweltprogramme: eine Bilanz nach 10 Jahren. - In: AgrarBündnis e.V. (Hrsg.), Kritischer Agrarbericht 2004. Rheda-Wiedenbrück / Hamm, ABL Bauernblatt Verlag: 172-177.
- Tietze, F. (1973a): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR, II. Teil. Die diagnostisch wichtigen Carabidenarten des untersuchten Grünlandes und ihre Verbreitungsschwerpunkte. - *Hercynia N.F.* 10(2): 111-126.
- Tietze, F. (1973b): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR, III. Teil. Die diagnostisch wichtigen Artengruppen des untersuchten Grünlandes. - *Hercynia N.F.* 10(3): 243-263.
- Tietze, F. (1973c): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR, IV. Teil. Ökofaunistische und autökologische Aspekte der Besiedlung des Grünlandes durch Carabiden. - *Hercynia N.F.* 10(4): 337-365.
- Tietze, F. (1974): Zur Ökologie, Soziologie und Phänologie der Laufkäfer (Coleoptera - Carabidae) des Grünlandes im Süden der DDR, V. Teil. Zur Phänologie der Carabiden des untersuchten Grünlandes. - *Hercynia N.F.* 11(1): 47-68.
- Tietze, F. (1985): Veränderungen der Arten- und Dominanzstruktur in Laufkäfertaxozönosen (Coleoptera - Carabidae) bewirtschafteter Graslandökosysteme durch Intensivierungsverfahren. - *Zool. Jb. Syst.* 112: 367-382.
- Tischler, W. (1958): Synökologische Untersuchungen an der Fauna der Felder und Feldgehölze. - *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 47: 54-114.
- Topp, W. (1982): Vorkommen und Diversität von Laufkäfer-Gemeinschaften in verschiedenen Ökosystemen (Col., Carabidae). - *Drosera* 1: 109-116.
- Trautner, J. (2006): Zur Laufkäferfauna von Suhlen und Wühstellen des Wildschweins (*Sus scrofa*) in den Naturräumen Schönbuch und Glemswald (Süddeutschland). - *Angewandte Carabidologie* 7: 51-54.
- Trautner, J. & Bräunicke, M. (1997): Laufkäferzönosen an der umgestalteten Oster im Saarland. - *Natur und Landschaft* 72(9): 390-395.
- Trautner, J., Bräunicke, M., Kiechle, J., Kramer, M., Rietze, J., Schanowski, A. & Wolf-Schwenninger, K. (2005): Rote Liste und Artenverzeichnis der Laufkäfer Baden-Württembergs (Coleoptera: Carabidae). - *Naturschutz-Praxis Artenschutz* 9: 31.
- Trautner, J. & Fritze, M.-A. (1999): 14. Laufkäfer. - In: Vereinigung Umweltwissenschaftlicher Berufsverbände Deutschlands (Hrsg.), Handbuch landschaftsökologischer Leistungen. Empfehlungen zur aufwandsbezogenen Honorarermittlung. Nürnberg: 184-195.
- Trautner, J. & Geigenmüller, K. (1987): Sandlaufkäfer - Laufkäfer. Illustrierter Schlüssel zu den Cicindeliden und Carabiden Europas. - Aichtal, Josef Margraf, 488 S.
- Trautner, J., Müller-Motzfeld, G. & Bräunicke, M. (1997): Rote Liste der Sandlaufkäfer und Laufkäfer Deutschlands (Coleoptera: Cicindelidae et Carabidae). - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 29(9): 261-273.
- Treiber, R. (1997): Vegetationsdynamik unter dem Einfluß des Wildschweins (*Sus scrofa* L.) am Beispiel bodensaurer Trockenrasen der elsässischen Harth. - *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 6: 83-95.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. & Thies, C. (2005): Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. - *Ecology Letters* 8(8): 857-874.
- Turin, H. (2000): De Nederlandse Loopkevers, Verspreiding en Oecologie (Coleoptera: Carabidae). - Leiden, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, 666 + CD-Rom S.
- Turin, H., Alders, K., den Boer, P.J., van Essen, S., Heijermann, T., Laane, W. & Pentermann, E. (1991): Ecological characterization of carabid species (Coleoptera: Carabidae) in The Netherlands from thirty years of pitfall sampling. - *Tijdschrift voor Entomologie* 134: 279-304.

- Ulrich, W., Komosinski, K. & Zalewski, M. (2007): Body size and biomass distributions of carrion visiting beetles: do cities host smaller species? - *Ecological Research*.
- van Huizen, T.H.P. (1977): The Significance of Flight Activity in the Life Cycle of *Amara plebeja* Gyll. (Coleoptera, Carabidae). - *Oecologia* 29: 27-41.
- van Huizen, T.H.P. (1990): "Gone with the wind": flight activity of carabid beetles in relation to wind direction and to the reproductive state of females in flight. - In: Stork, N.E. (Hrsg.), *The role of ground beetles in ecological and environmental studies*. Newcastle, Intercept: 289-293.
- Vanbergen, A.J., Woodcock, B.A., Watt, A.D. & Niemelä, J. (2005): Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. - *Ecography* 28(1): 3-16.
- Vera, F. (1998): Das Multi-Spezies-Projekt Oostvaardersplassen. - In: Hofmann, R.R. (Hrsg.), *Extensive Haltung robuster Haustierrassen, Wildtiermanagement, Multi-Spezies-Projekte - Neue Wege in Naturschutz und Landschaftspflege?*, Berlin: 108-115.
- Vermeulen, H.J. (1995): Road-side verges: habitat and corridor for carabid beetles of poor sandy and open areas. - Dissertation, Landbouw Univ. Wageningen, 131 S.
- Vickery, J.A., Bradbury, R.B., Henderson, I.G., Eaton, M.A. & Grice, P.V. (2004): The role of agri-environment schemes and farm management practices in reversing the decline of farmland birds in England. - *Biological Conservation* 119(1): 19-39.
- Vittoz, P. & Hainard, P. (2003): Impact of free-range pigs on mountain pastures in the Swiss Jura. - *Applied Vegetation Science* 5: 247-254.
- Volkmar, C. & Kreuter, T. (2006): Zur Biodiversität von Spinnen (Araneae) und Laufkäfern (Carabidae) auf sächsischen Ackerflächen. - *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 15: 97-102.
- vom Hofe, H. & Gerstmeier, R. (1997): Laufkäfer (Coleoptera, Carabidae) in Uferstreifen - Untersuchung eines Biotopkomplexes. - *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 11: 433-438.
- Vowinkel, K. (1996): Eignen sich Carabiden als Indikatoren für Nutzungsintensitätsunterschiede im Grünland? - *Artenschutzreport* 6: 57-60.
- Vowinkel, K. (1998): Auswirkungen unterschiedlicher Nutzungsintensitäten auf die epigäische Arthropodenfauna von Harzer Bergwiesen: Ein Beitrag zur Landnutzungsgeschichte und zum Konfliktfeld Naturschutz-Landwirtschaft. - *Ökologie und Umweltsicherung* 15: 352.
- Wagner, F., Ehrmann, O., Lederbogen, D. & Thumm, U. (2004): Weidewirkungen und Futterqualitäten auf Gemeinschaftsweiden im bayerischen Alpenvorland. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 78: 21-38.
- Wagner, F., Schmieder, K., Böcker, R. & Jacob, H. (2001): Weidemanagement in Feuchtheiden. - *Naturschutz und Landschaftsplanung* 33(10): 318-322.
- Waldeyer, H.G. (1998): Risikofaktor Wildschweine. - *Landwirtschaftliches Wochenblatt*(24): 34.
- Wallin, H. (1985): Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in cereal fields and adjacent habitats. - *Pedobiologia* 28: 19-34.
- Wallin, H. & Ekblom, B.S. (1994): Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). - *Environmental Entomology* 23(5): 1171-1181.
- Walther, C. (1995): Untersuchungen zur Fauna regelmäßig beweideter Magerrasen. - In: Plachter, H. (Hrsg.), *Ein Naturschutzkonzept für die Kalkmagerrasen der Mittleren Schwäbischen Alb (Baden-Württemberg): Schutz, Nutzung und Entwicklung*. Karlsruhe, Landesanstalt für Umweltschutz Bad.-Württ., 83: 159-180.
- Ward, D.F., New, T.R. & Yen, A.L. (2001): Effects of Pitfall Trap Spacing on the Abundance, Richness and Composition of Invertebrate Catches. - *Journal of Insect Conservation* 5(1): 47-53.
- Wattendorf, P. (2001): Hutweiden im Mittleren Savatal. - *Culterra* 27: 293 S.

- Weibull, A.C., Östman, Ö. & Granqvist, A. (2003): Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. - *Biodiversity and Conservation* 12: 1335-1355.
- Weidemann, H.J. (1999): Die Bedeutung von Sukzession und "Störstellen" für den Biotopschutz bei Schmetterlingen. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 29: 239-247.
- Weller, B. & Ganzhorn, J.U. (2004): Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient. - *Basic and Applied Ecology* 5(2): 193-201.
- Welling, M., Poetzel, R.A. & Juergens, D. (1988): Untersuchungen in Hessen über Auswirkung und Bedeutung von Ackerschonstreifen. 3. Epigäische Raubarthropoden. - *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt fuer Land- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem* 247: 55-63.
- Westoby, M., Leishman, M. & Lord, J. (1997): Comparative ecology of seed size and dispersal. - In: Harper, J.L. (Hrsg.), *Plant life histories*. Cambridge, Cambridge University Press: 143-162.
- Whitaker, R.H. (1975): *Communities and Ecosystems*. - New York, MacMillan, S.
- Whittingham, M.J. (2007): Will agri-environment schemes deliver substantial biodiversity gain, and if not why not? - *Journal of Applied Ecology* 44: 1-5.
- Wichmann, M., Staudler, H., Haase, P. & Burkart, M. (2000): Naturschutzfachliche Bewertung einer Pflegemaßnahme mit Galloways am Südufer des Gülper Sees unter Einfluss hydrologischer Dynamik. - *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg* 9(1): 23-32.
- Wiegand, G. & Brunk, I. (2004): Die künftige Bedeutung großflächiger Beweidungssysteme mit Haus- und Wildtieren für das Biotopmanagement auf Truppenübungsplätzen. - *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz* 78: 129-144.
- Wiens, J.A. & Milne, B.T. (1989): Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, or, landscape ecology from a beetle's perspective. - *Landscape Ecology* 3: 87-96.
- Willby, N.J., Abernethy, V.J. & Demars, B.O.L. (2000): Attributebased classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilisation. - *Freshwater Biology* 43: 43-74.
- Willerding, C., Mitlacher, K. & Poschlod, P. (2005): Genetische Vielfalt ausgewählter Pflanzenarten auf Schweineweiden. - In: Poschlod, P. (Hrsg.), *Schweine in der Landschaftspflege - Geschichte, Ökologie & Praxis*. Schneverdingen, NNA-Berichte 18: 163-173.
- Wolf, T.L. & Conover, M.R. (2003): Feral pigs and the environment: an annotated bibliography. - Logan, Starkville, Utah State University, 55 S.
- Wurth, C. (2004): Auswirkungen einer 13jährigen extensiven Beweidung auf die Laufkäferfauna von pannonischen Trockenrasen im Naturschutzgebiet "Hundsheimer Berge" (Niederösterreich). - *Angewandte Carabidologie Suppl. III*: 59-66.
- Zahn, A., Juen, A., Traugott, M. & Lang, A. (2007): Low density cattle grazing enhances arthropod diversity of abandoned wetland. - *Applied Ecology and Environmental Research* 5(1): 73-86.
- Zalewski, M. & Ulrich, W. (2006): Dispersal as a key element of community structure: the case of ground beetles on lake islands. - *Diversity and Distributions* 12: 767-775.
- Zehm, A. (2002): Mischbeweidung von Sandmagerrasen mit Schafen, Ziegen und Eseln in Sandgebieten im Raum Darmstadt. - *Jahrbuch Naturschutz in Hessen* 7: 143-146.
- Zehm, A. (2004): Auswirkung der Beweidung auf die vertikale Vegetationsstruktur von Sandrasen. - In: Kratochwil, A. (Hrsg.), *Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz?* Schneverdingen, NNA-Berichte, 17/1: 69-77.
- Zehm, A., Nobis, M. & Schwabe, A. (2003): Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. - *Flora* 198: 142-160.

- Zehm, A., Süß, K., Eichberg, C. & Häfele, S. (2004): Effekte der Beweidung mit Schafen, Eseln und Wollschweinen auf die Vegetation von Sand-Ökosystemen. - In: Kratochwil, A. (Hrsg.), Beweidung und Restitution als Chancen für den Naturschutz? Schneverdingen, NNA-Berichte, 17/1: 111-126.
- Zetto-Brandmayr, T. (1990): Spermophagous (Seed-eating) Ground beetles: First Comparison of the Diet and Ecology of the Harpaline Genera *Harpalus* and *Ophonus* (Col., Carabidae). - In: Stork, N.E. (Hrsg.), The Role of Ground Beetles in Ecological and Environmental Studies. Andover, Intercept: 307-312.

Danksagung

An erster Stelle gilt mein Dank Dr. Burkhard Beinlich (Höxter). Er hatte die Idee zu diesem spannenden Forschungsprojekt, koordinierte es blendend und hat mir die Freiräume im beruflichen Alltag zugestanden, die diese Promotion erst ermöglicht hat.

Prof. Dr. Lothar Beck übernahm dankenswerter Weise die Betreuung dieses Themas und hat mich in all den Jahren ermuntert, das Projekt auch zu Ende zu bringen.

Prof. Dr. Roland Brandl danke ich für die Übernahme des Zweitgutachtens.

Für das Gelingen dieser Arbeit ganz entscheidend waren Dr. Stefan Brunzel und Heiko Köstermeyer. Beide haben frühe Fassungen durch intensive Durchsicht und konstruktive Kritik deutlich verbessert – ganz vielen Dank! Dr. Vivien Lo war als Korrekturleserin unersetzlich.

Zahlreiche Freunde und Kollegen halfen bei der Geländearbeit. Besonders Dr. Martin Dietrich sei für den Einsatz in Tübingen gedankt; weiterhin Riqui Möhring, Irmgard Beinlich und Dirk Wübbenhorst.

Das Bundesministerium für Bildung und Forschung legte mit der Finanzierung des Projekts „Schweinefreilandhaltung im Rahmen der Landschaftspflege“ (FKZ 01LN0002) die Basis für einen Großteil der hier erzielten Ergebnisse. Ich danke auch dem Projektleiter Prof. Dr. Peter Poschlod und allen weiteren beteiligten Partnern und Kollegen für die gute Zusammenarbeit.

Mit wichtiger Literatur halfen: Dr. K.-H. Kielhorn (Berlin), Dr. Tim Diekötter (Marburg), Dr. Davy McCracken (Auchincruive, UK). Bei der Bestimmung kritischer Laufkfer-Individuen unterstützten mich: Andreas Malten (Dreieich) und Karsten Hannig (Waltrop). Allen genannten herzlichen Dank.

In der kritischen Endphase stellte mir Dorothea Rein einen ruhigen Arbeitsplatz zur Verfügung und machte den besten Cappuccino der Stadt – vielen Dank für beides.

Nicht zuletzt möchte ich mich bei meinen Eltern für die Unterstützung während meines Biologiestudiums und meiner Familie für die Geduld während der vielen Abende und Wochenenden im Gelände sowie am Computer bedanken.

Anhang

Anhang I: Gesamtartenlisten der Laufkäfer im Zeitraum 2000-2002

Tab. I: Gesamtartenliste (Aktivität und Dominanz) am Standort Bruchtaue– getrennt nach Teilflächen (= Nutzungstypen). (Eu)dominante Arten sind grau hinterlegt, subdominante Arten sind unterstrichen. Deutliche Unterschiede zwischen den Nutzungstypen sind farblich hervorgehoben.

Artname	Aktivitätsdichte					Aktivitätsdominanz				
	PE	PI	Brache	Weide	Total	PE	PI	Brache	Weide	Total
Pt. melanarius	328	314	212	163	1017	14,76	12,03	14,11	11,90	13,20
Clivina fossor	252	299	116	265	932	11,34	11,46	<u>7,72</u>	19,34	12,10
Agonum muelleri	176	213	118	224	731	<u>7,92</u>	<u>8,16</u>	<u>7,85</u>	16,35	<u>9,49</u>
Pt. vernalis	181	225	118	130	654	<u>8,15</u>	<u>8,62</u>	<u>7,85</u>	<u>9,49</u>	<u>8,49</u>
B. tetracolum	194	179	24	13	410	<u>8,73</u>	<u>6,86</u>	1,60	0,95	<u>5,32</u>
Poecilus versicolor	105	116	82	44	347	<u>4,73</u>	<u>4,44</u>	<u>5,46</u>	<u>3,21</u>	<u>4,50</u>
Nebria brevicollis	61	110	10	88	269	2,75	<u>4,21</u>	0,67	<u>6,42</u>	<u>3,49</u>
Pt. anthracinus	51	58	147	9	265	2,30	2,22	<u>9,78</u>	0,66	<u>3,44</u>
Pt. strenuus	56	112	72	21	261	2,52	<u>4,29</u>	<u>4,79</u>	1,53	<u>3,39</u>
B. properans	67	111	23	57	258	3,02	<u>4,25</u>	1,53	<u>4,16</u>	<u>3,35</u>
Amara communis	38	123	36	46	243	1,71	<u>4,71</u>	2,40	<u>3,36</u>	3,15
Pterostichus niger	104	85	21	13	223	<u>4,68</u>	<u>3,26</u>	1,40	0,95	2,89
Poecilus cupreus	67	94	40	12	213	3,02	<u>3,60</u>	2,66	0,88	2,76
Carabus granulatus	30	118	28	15	191	1,35	<u>4,52</u>	1,86	1,09	2,48
Patrobus atrorufus	27	10	34	119	190	1,22	0,38	2,26	<u>8,69</u>	2,47
Anis. binotatus	60	61	23	31	175	2,70	2,34	1,53	2,26	2,27
Asaphidion flavipes	84	52	4	11	151	<u>3,78</u>	1,99	0,27	0,80	1,96
Dyschirius globosus	25	42	39	3	109	1,13	1,61	2,59	0,22	1,41
Epaphius secalis	2	5	97	1	105	0,09	0,19	<u>6,45</u>	0,07	1,36
B. biguttatum	21		71		92	0,95		<u>4,72</u>		1,19
Tr. quadristriatus	23	32	21	6	82	1,04	1,23	1,40	0,44	1,06
Clivina collaris	9	27	45		81	0,41	1,03	<u>2,99</u>		1,05
Loricera pilicornis	13	13	5	35	66	0,59	0,50	0,33	<u>2,55</u>	0,86
Amara plebeja	23	36	2	2	63	<u>1,04</u>	<u>1,38</u>	0,13	0,15	0,82
Pterostichus nigrita	43	8	11	1	63	<u>1,94</u>	0,31	0,73	0,07	0,82
Bembidion lampros	14	27	18	3	62	0,63	1,03	1,20	0,22	0,80
B. 4-maculatum	12	9	3	28	52	0,54	0,34	0,20	<u>2,04</u>	0,67
Ag. sexpunctatum	21	21	2	1	45	<u>0,95</u>	<u>0,80</u>	0,13	0,07	0,58
Ps. rufipes	12	19	2	1	34	<u>0,54</u>	<u>0,73</u>	0,13	0,07	0,44
Platynus assimilis	24	2	1	5	32	<u>1,08</u>	0,08	0,07	0,36	0,42
Amara lunicollis	10	13	4	2	29	0,45	0,50	0,27	0,15	0,38
Agonum viduum	10	3	13		26	0,45	0,11	<u>0,86</u>		0,34
Anch. dorsalis	7	11	1		19	<u>0,32</u>	<u>0,42</u>	0,07		0,25
B. lunulatum	10	7			17	<u>0,45</u>	<u>0,27</u>			0,22
Dyschirius aeneus	7	5	1	2	15	<u>0,32</u>	0,19	0,07	0,15	0,19
Harpalus latus	8	6	1		15	0,36	0,23	0,07		0,19
Pan. cruxmajor	3	5	7		15	0,14	0,19	<u>0,47</u>		0,19
Carabus nemoralis	7	4		2	13	0,32	0,15		0,15	0,17

Artname	Aktivitätsdichte					Aktivitätsdominanz				
	PE	PI	Brache	Weide	Total	PE	PI	Brache	Weide	Total
Blemus discus	3	6	1	2	12	0,14	0,23	0,07	0,15	0,16
Oodes helopioides	3		8		11	0,14		0,53		0,14
Amara familiaris	2	5	1	2	10	0,09	0,19	0,07	0,15	0,13
Amara aenea	3	3	1	2	9	0,14	0,11	0,07	0,15	0,12
Amara similata	7	2			9	0,32	0,08			0,12
B. mannerheimii		1	8		9	0,00	0,04	0,53		0,12
Cal. melanocephalus	3	2	4		9	0,14	0,08	0,27		0,12
Stomis pumicatus	3		5		8	0,14		0,33		0,10
Cychrus caraboides		1	6		7		0,04	0,40		0,09
Trechoblemus micros				7	7				0,51	0,09
Ag. fuliginosum		1	5		6		0,04	0,33		0,08
Bembidion guttula	1		5		6	0,05		0,33		0,08
Abax ovalis	2		1		3	0,09		0,07		0,04
Agonum afrum	2		1		3	0,09		0,07		0,04
Amara aulica	1	2			3	0,05	0,08			0,04
B. semipunctatum	3				3	0,13				0,04
Bembidion obtusum		2		1	3		0,08		0,07	0,04
Leistus terminatus		1	2		3		0,04	0,13		0,04
Ab. parallelepipedus		1	1		2		0,04	0,07		0,03
Bembidion varium	2				2	0,09				0,03
Bembidion dentellum	2				2	0,09				0,03
Amara convexior	1	1			2	0,05	0,04			0,03
Dyschirius luedersi	1	1			2	0,05	0,04			0,03
Amara ovata	1				1	0,05				0,01
Pt. burmeisteri	1				1	0,05				0,01
Cal. rotundicollis		1			1		0,04			0,01
Chlaenius vestitus		1			1		0,04			0,01
Dyschirius politus		1			1		0,04			0,01
Harpalus affinis		1			1		0,04			0,01
Ocys harpaloides		1			1		0,04	0,00		0,01
Sten. teutonus		1			1		0,04			0,01
Leistus ferrugineus			1		1			0,07		0,01
Trechus obtusus			1		1			0,07		0,01
Abax parallelus				1	1				0,07	0,01
D. intermedius				1	1				0,07	0,01
Harpalus rubripes				1	1				0,07	0,01
Gesamtindividuen	2.222	2.610	1.503	1.370	7.705					
Individuen / 100 Fallentage	195,3	212,9	124,9	113,2	161,3					
Gesamtarten	55	57	52	39	73					

Tab. II: Gesamtartenliste (Aktivität und Dominanz) am Standort Schmandberg – getrennt nach Teilflächen (= Nutzungstypen). (Eu)dominante Arten sind (dunkel)grau hinterlegt, subdominante Arten unterstrichen. Deutliche Unterschiede zwischen den Nutzungstypen farblich hervorgehoben.

Artnamen	Aktivitätsdichte				Aktivitätsdominanz			
	PFr	PHe	Brache	Total	PFr	PHe	Brache	Total
Amara aenea	275	543	166	984	32,66	37,01	28,28	33,98
Brachinus crepitans	61	145	45	251	7,24	9,88	7,67	8,67
Poecilus versicolor	24	100	39	163	2,85	6,82	6,64	5,63
Harpalus rubripes	56	57	32	145	6,65	3,89	5,45	5,01
Poecilus cupreus	31	52	42	125	3,68	3,54	7,16	4,32
Ophonus puncticeps	45	53	11	109	5,34	3,54	1,87	3,76
Amara convexior	31	42	26	99	3,68	2,86	4,43	3,42
Pseudophonus rufipes	25	53	17	95	2,97	3,61	2,90	3,28
Harpalus affinis	15	70	7	92	1,78	4,77	1,19	3,18
Anchomenus dorsalis	44	38	7	89	5,23	2,59	1,19	3,07
Amara lunicollis		43	33	76		2,93	5,62	2,62
Badister bullatus	29	22	11	62	3,44	1,50	1,87	2,14
Bembidion properans	45	8	4	57	5,34	0,55	0,68	1,97
Harpalus latus	6	29	19	54	0,71	1,98	3,24	1,86
Calathus fuscipes	19	21	1	41	2,26	1,43	0,17	1,42
Pterostichus madidus	21	6	12	39	2,49	0,41	2,04	1,35
Pterostichus vernalis	7	6	16	29	0,83	0,41	2,73	1,00
Pterostichus melanarius	6	15	7	28	0,71	1,02	1,19	0,97
Nebria brevicollis	1	21	3	25	0,12	1,43	0,51	0,86
Amara montivaga	6	6	8	20	0,71	0,41	1,36	0,69
Badister sodalis	3	11	6	20	0,36	0,75	1,02	0,69
Anisodactylus binotatus	4	12	3	19	0,48	0,82	0,51	0,66
Amara communis	1	7	10	18	0,12	0,48	1,70	0,62
Amara aulica	5	1	9	15	0,59	0,07	1,53	0,52
Amara familiaris	3	9	3	15	0,36	0,61	0,51	0,52
Panagaeus bipustulatus	7	5	3	15	0,83	0,34	0,51	0,52
Bembidion lampros	9	4	1	14	1,07	0,27	0,17	0,48
Carabus granulatus	5	7	1	13	0,59	0,48	0,17	0,45
Carabus convexus	8	1	4	13	0,95	0,07	0,68	0,45
Amara similata	1	7	3	11	0,12	0,48	0,51	0,38
Cicindela campestris	1	10		11	0,12	0,68		0,38
Ophonus azureus	3	5	3	11	0,48	0,34	0,17	0,38
Bemb. quadrimaculatum		6	4	10		0,41	0,68	0,35
Callistus lunatus	6	4		10	0,71	0,27		0,35
Agonum muelleri		6	3	9		0,41	0,51	0,31
Carabus coriaceus	4	3	2	9	0,48	0,20	0,34	0,31
Abax parallelepipedus	2		6	8	0,24		1,02	0,28
Carabus nemoralis	3	2	3	8	0,36	0,14	0,51	0,28
Notiophilus palustris	6		1	7	0,71		0,17	0,24
Agonum sexpunctatum	3	3		6	0,36	0,20		0,21
Cychrus caraboides		2	4	6		0,14	0,68	0,21
Harpalus signaticornis	1	5		6	0,12	0,34		0,21

Artname	Aktivitätsdichte				Aktivitätsdominanz			
	PFr	PHe	Brache	Total	PFr	PHe	Brache	Total
Ophonus rufibarbis	2	2	2	6	0,24	0,14	0,34	0,21
Amara plebeja	1	3	1	5	0,12	0,20	0,17	0,17
Trechus quadristriatus	2	3		5	0,24	0,20		0,17
Abax ovalis	2	2		4	0,24	0,14		0,14
Ophonus puncticollis	2	2		4	0,24	0,14		0,14
Pterostichus strenuus	3		1	4	0,36		0,17	0,14
Calathus melanocephalus		1	2	3		0,07	0,34	0,10
Harpalus tardus		2	1	3		0,14	0,17	0,10
Notiophilus biguttatus	1	2		3	0,12	0,14		0,10
Amara equestris		2		2		0,14		0,07
Amara ovata	1	1		2	0,12	0,07		0,07
Leistus ferrugineus			2	2			0,34	0,07
Molops piceus	1	1		2	0,12	0,07		0,07
Ophonus melletii	1	1		2	0,12	0,07		0,07
Platynus assimilis	1	1		2	0,12	0,07		0,07
Bembidion tetracolum	1			1	0,12			0,03
Clivina fossor	1			1	0,12			0,03
Notiophilus aesthuans	1			1	0,12			0,03
Amara cf. spreta ⁶⁹		1		1		0,07		0,03
Loricera pilicornis		1		1		0,07		0,03
Pterostichus burmeisteri		1		1		0,07		0,03
Pterostichus niger		1		1		0,07		0,03
Bembidion obtusum			1	1			0,17	0,03
Microlestes maurus			1	1			0,17	0,03
Pter. oblongopunctatus			1	1			0,17	0,03
Gesamtindividuen	841	1.467	587	2.895				
Individuen / 100 Fallentage	63,76	108,27	43,42	71,91				
Gesamtarten	52	57	47	67				

⁶⁹ Die Nachbestimmung des zuerst als *Amara spreta* bestimmten Tiers war nicht möglich. Es wird im Folgenden als *Amara cf. spreta* bezeichnet.

Tab. III: Gesamtartenliste (Aktivität und Dominanz) am Standort Lenzen – getrennt nach Teilflächen (= Nutzungstypen). (Eu)dominante Arten sind (dunkel)grau hinterlegt, subdominante Arten unterstrichen. Deutliche Unterschiede zwischen den Nutzungstypen farblich hervorgehoben.

Artname	BN	BF	PN	PF	MW	Total	BN	BF	PN	PF	MW	Total
Poecilus versicolor	24	140	125	602	242	1133	2,08	19,53	<u>6,78</u>	25,08	<u>30,06</u>	16,37
Poecilus cupreus	48	44	388	384	104	968	<u>4,15</u>	<u>6,14</u>	21,04	16,00	12,92	13,98
Bembidion gilvipes	249	157	259	98	48	811	21,54	21,90	14,05	<u>4,08</u>	<u>5,96</u>	11,72
Bembidion guttula	82	166	244	158	85	735	<u>7,09</u>	23,15	13,23	<u>6,58</u>	10,56	10,62
Pt. melanarius	11	24	96	268	79	478	0,95	<u>3,35</u>	<u>5,21</u>	11,17	<u>9,81</u>	<u>6,91</u>
Acupalpus exiguus	71	40	150	54	15	330	<u>6,14</u>	<u>5,58</u>	<u>8,13</u>	2,25	1,86	<u>4,77</u>
B. biguttatum	233	4	65	20	4	326	<u>20,16</u>	0,56	<u>3,52</u>	0,83	0,50	<u>4,71</u>
Carabus auratus		13	17	122	113	265		1,81	0,92	<u>5,08</u>	<u>14,04</u>	<u>3,83</u>
Clivina fossor	39	21	69	56	34	219	<u>3,37</u>	2,93	<u>3,74</u>	2,33	<u>4,22</u>	3,16
Amara lunicollis		12	18	110	13	153		1,67	0,98	<u>4,58</u>	1,61	2,21
D. globosus	23	2	84	18		127	1,99	0,28	<u>4,56</u>	0,75		1,83
Pt. anthracinus	68	1	40	12	4	125	<u>5,88</u>	0,14	2,17	0,50	0,50	1,81
Agonum afrum	108	1	10	3		122	<u>9,34</u>	0,14	0,54	0,13		1,76
Carabus granulatus	41	6	42	15		104	<u>3,55</u>	0,84	2,28	0,63		1,50
Harpalus latus		8	10	50	27	95		1,12	0,54	2,08	<u>3,35</u>	1,37
Amara plebeja	1	3	26	56	2	88	0,09	0,42	<u>1,41</u>	<u>2,33</u>	0,25	1,27
Pt. vernalis	9	11	41	24	2	87	0,78	1,53	2,22	1,00	0,25	1,26
Ps. rufipes	2	7	23	44	1	77	0,17	0,98	<u>1,25</u>	<u>1,83</u>	0,12	1,11
Pt. strenuus	29	6	20	10	2	67	<u>2,51</u>	0,84	1,08	0,42	0,25	0,97
Pt. longicollis		8	10	26	8	52		1,12	0,54	1,08	0,99	0,75
Amara communis	1	22	5	18	4	50	0,09	<u>3,07</u>	0,27	0,75	0,50	0,72
Anis. binotatus		2	11	29		42		0,28	<u>0,60</u>	<u>1,21</u>		0,61
B. properans	1	3	18	18	1	41	0,09	0,42	<u>0,98</u>	<u>0,75</u>	0,12	0,59
Agonum viduum	32		3	3		38	<u>2,77</u>		0,16	0,13		0,55
Amara aenea			1	34		35			<u>0,05</u>	<u>1,42</u>		0,51
Pt. nigrita	24		4	3		31	<u>2,08</u>		0,22	0,13		0,45
Harpalus rubripes		1		19		20		0,14		<u>0,79</u>		0,29
Harpalus affinis			1	18		19			<u>0,05</u>	<u>0,75</u>		0,27
Microlestes minutulus			6	13		19			<u>0,33</u>	<u>0,54</u>		0,27
Pterostichus gracilis	18		1			19	<u>1,56</u>		0,05			0,27
Loricera pilicornis	3	1	5	7	2	18	0,26	0,14	0,27	0,29	0,25	0,26
Amara aulica		3		13		16		0,42		0,54		0,23
Amara strenua		2	3	7		12		0,28	0,16	0,29		0,17
Syntomus truncatellus		1		11		12		0,14		0,46		0,17
Amara tibialis				9	2	11				0,38	0,25	0,16
Bembidion varium	4		6	1		11	0,35		0,33	0,04		0,16
Oodes helopioides	9		2			11	<u>0,78</u>		0,11			0,16
Cal. melanocephalus	1	1	1	6	1	10	0,09	0,14	0,05	0,25	0,12	0,14
Chlaenius nigricornis	1		7	2		10	0,09		<u>0,38</u>	0,08		0,14
Badister bullatus	3		3	2	1	9	0,26		0,16	0,08	0,12	0,13
Bembidion minimum				5	4	9				0,21	0,50	0,13
Carabus nemoralis		3		6		9		0,42		0,25		0,13
Elaphrus riparius			8		1	9			<u>0,43</u>		0,12	0,13
B. 4-maculatum			2	6		8			<u>0,11</u>	<u>0,25</u>		0,12

Artname	BN	BF	PN	PF	MW	Total	BN	BF	PN	PF	MW	Total
Acupalpus parvulus				7		7				0,29		0,10
Diachr. germanus			1	6		7			0,05	0,25		0,10
Stenolophus mixtus	2		2	2	1	7	0,17		0,11	0,08	0,12	0,10
Amara similata				6		6				0,25		0,09
Ag. fuliginosum	5					5	0,43					0,07
Anthr. consputus	3			2		5	0,26			0,08		0,07
Amara familiaris		1		3		4		0,14		0,13		0,06
B. lunulatum		1	1	2		4		0,14	0,05	0,08		0,06
B. semipunctatum	3		1			4	0,26		0,05			0,06
Bad. unipustulatus	2		1			3	0,17		0,05			0,04
Trechus 4-striatus			1	2		3			0,05	0,08		0,04
B. femoratum				2		2				0,08		0,03
B. mannerheimii		1	1			2		0,14	0,05			0,03
Calathus fuscipes			1	1		2			0,05	0,04		0,03
Dem. monostigma			2			2			0,11			0,03
Dyschirius thoracius					2	2					0,25	0,03
Harpalus luteicornis				2		2				0,08		0,03
Pan. cruxmajor			2			2			0,11			0,03
Philorhizus sigma	1		1			2	0,09		0,05			0,03
Pterostichus macer			1		1	2			0,05		0,12	0,03
Trechus obtusus	2					2	0,17					0,03
Acupalus flavicollis				1		1				0,04		0,01
Agonum muelleri			1			1			0,05			0,01
Ag. sexpunctatum				1		1				0,04		0,01
Amara cursitans					1	1					0,12	0,01
Badister sodalis			1			1			0,05			0,01
Bemb. assimile				1		1				0,04		0,01
Bemb. lampros		1				1		0,14				0,01
Brad. harpalinus			1			1			0,05			0,01
Dem. imperialis	1					1	0,09					0,01
Dyschirius luedersi			1			1			0,05			0,01
Elaphrus cupreus			1			1			0,05			0,01
H. distinguendus				1		1				0,04		0,01
Nebria brevicollis					1	1					0,12	0,01
Oxyops obscurus	1					1	0,09					0,01
Pterostichus niger				1		1				0,04		0,01
Sten. teutonus	1					1	0,09					0,01
Gesamtindividuen	1.156	717	1.844	2.400	805	6.922						
Indiv. / 100 Fallentage	168,8	129,4	144,5	213,5	138,3	156,6						
Gesamtarten	37	34	57	55	30	81						

Tab. IV: Gesamtartenliste (Aktivität und Dominanz) am Standort Tübingen – getrennt nach Teilflächen (= Nutzungstypen). (Eu)dominante Arten sind (dunkel)grau hinterlegt, subdominante Arten unterstrichen. Deutliche Unterschiede zwischen den Nutzungstypen farblich hervorgehoben.

Artname	Aktivitätsdichte				Aktivitätsdominanz			
	P	B	R	Total	P	B	R	Total
<i>Amara communis</i>	432	1395	98	1925	11,69	32,15	9,68	21,28
<i>Poecilus versicolor</i>	667	554	197	1418	18,04	12,77	19,47	15,67
<i>Pt. melanarius</i>	687	262	161	1110	18,58	6,04	15,91	12,27
<i>Bembidion lampros</i>	280	240	186	706	7,57	5,53	18,38	7,80
<i>Epaphius secalis</i>	57	418	9	484	1,54	9,63	0,89	5,35
<i>Amara lunicollis</i>	49	355	18	422	1,33	8,18	1,78	4,66
<i>Poecilus cupreus</i>	255	39	70	364	6,90	0,90	6,92	4,02
<i>Bembidion obtusum</i>	99	194	1	294	2,68	4,47	0,10	3,25
<i>Pterostichus vernalis</i>	60	173	17	250	1,62	3,99	1,68	2,76
<i>Anis. binotatus</i>	96	124	16	236	2,60	2,86	1,58	2,61
<i>Cal. melanocephalus</i>	73	148	9	230	1,98	3,41	0,89	2,54
<i>Ps. rufipes</i>	128	22	66	216	3,46	0,51	6,52	2,39
<i>Calathus fuscipes</i>	149	3	14	166	4,03	0,07	1,33	1,84
<i>Trechus quadristriatus</i>	117	28	3	148	3,17	0,65	0,30	1,64
<i>Amara similata</i>	91	23	10	124	2,46	0,53	1,00	1,37
<i>Amara familiaris</i>	96	10	6	112	2,60	0,23	0,59	1,24
<i>Clivina fossor</i>	5	83	4	92	0,14	1,91	0,40	1,02
<i>Nebria brevicollis</i>	52	12	3	67	1,41	0,28	0,30	0,74
<i>Dyschirius globosus</i>	46	17	2	65	1,24	0,39	0,20	0,72
<i>Amara aenea</i>	16	7	35	58	0,43	0,16	3,46	0,64
<i>Harpalus affinis</i>	32	1	22	55	0,87	0,02	2,17	0,61
<i>Molops piceus</i>	26	19	7	52	0,70	0,44	0,69	0,58
<i>Badister bullatus</i>	12	29		41	0,33	0,67		0,45
<i>Ophonus cf. ardosiacus</i>	13	26	1	40	0,35	0,60	0,10	0,44
<i>Amara plebeja</i>	26	10	1	37	0,70	0,23	0,10	0,41
<i>Carabus monilis</i>	4	28		32	0,11	0,65		0,35
<i>Pterostichus strenuus</i>	5	23	4	32	0,14	0,53	0,40	0,35
<i>Amara aulica</i>	25	3		28	0,68	0,07		0,31
<i>Amara sp.</i>	5	15	7	27	0,14	0,35	0,69	0,30
<i>Amara bifrons</i>	25	1		26	0,68	0,02		0,29
<i>Loricera pilicornis</i>		8	17	25		0,18	1,68	0,28
<i>Carabus violaceus</i>	1	16		17	0,03	0,37		0,19
<i>Pterostichus sp.</i>	5	10	1	16	0,14	0,23	0,10	0,18
<i>Bembidion properans</i>			13	13			1,29	0,14
<i>Harpalus sp.</i>	8	4	1	13	0,22	0,09	0,10	0,14
<i>Pterostichus ovoideus</i>	9	2	1	12	0,24	0,05	0,10	0,13
<i>Amara eurynota</i>	7		1	8	0,19		0,10	0,09
<i>B. quadrimaculatum</i>	6	1		7	0,16	0,02		0,08
<i>Bembidion sp.</i>		4	1	5		0,09	0,10	0,06
<i>Pt. anthracinus</i>	1	1	3	5	0,03	0,02	0,30	0,06
<i>Agonum sp.</i>	1		3	4	0,03		0,30	0,04
<i>Amara nitida</i>	3	1		4	0,08	0,02		0,04

Artname	Aktivitätsdichte				Aktivitätsdominanz			
	P	B	R	Total	P	B	R	Total
Amara ovata	3	1		4	0,08	0,02		0,04
Bembidion lunulatum	1	3		4	0,03	0,07		0,04
Carabus auronitens	1	3		4	0,03	0,07		0,04
Harpalus latus		4		4		0,09		0,04
Pterostichus madidus	3	1		4	0,08	0,02		0,04
Stomis pumicatus		4		4		0,09		0,04
Amara consularis	3			3	0,08			0,03
Tachyta cf. nana	2	1		3	0,05	0,02		0,03
Abax parallelepipedus	1	1		2	0,03	0,02		0,02
Agonum muelleri	1		1	2	0,03		0,10	0,02
Amara curta		2		2		0,05		0,02
Amara equestris	2			2	0,05			0,02
Carabus cancellatus		2		2		0,05		0,02
Microlestes minutulus	2			2	0,05			0,02
Notiophilus aquaticus	2			2	0,05			0,02
Notiophilus palustris	1		1	2	0,03	0	0,10	0,02
Pt. burmeisteri	1		1	2	0,03	0	0,10	0,02
Pterostichus nigrita	1	1		2	0,03	0,02		0,02
Amara convexior		1		1		0,02		0,01
Amara lucida	1			1	0,03			0,01
Amara montivaga	1			1	0,03			0,01
Bembidion biguttatum			1	1			0,10	0,01
Bembidion gilvipes		1		1		0,02		0,01
Brachinus crepitans	1			1	0,03			0,01
Carabus irregularis		1		1		0,02		0,01
Carabus nemoralis		1		1		0,02		0,01
Dromius agilis		1		1		0,02		0,01
Leistus ferrugineus		1		1		0,02		0,01
Ophonus rufibarbis	1			1	0,03			0,01
Synuchus vivalis		1		1		0,02		0,01
<i>Gesamtindividuen</i>	<i>3.697</i>	<i>4.339</i>	<i>1.012</i>	<i>9.048</i>				
<i>Indiv. / 100 Fallentage</i>	<i>535,8</i>	<i>628,8</i>	<i>146,7</i>	<i>494,4</i>				
<i>Gesamtarten</i>	<i>53</i>	<i>53</i>	<i>34</i>	<i>67</i>				

Anhang II: Abkürzungen der Gattungsnamen

Abkürzung	Gattungsname	Anmerkung
Ac.	Acupalpus	
Ag.	Agonum	
A.	Amara	
Anis.	Anisodactylus	
Bad.	Badister	
B.	Bembidion	
Br.	Brachinus	nur eine Art – Br. crepitans
Cal.	Calathus	
Car.	Carabus	
Cic.	Cicindela	nur eine Art – Cic. campestris
C.	Clivina	
D.	Dyschirius	
E.	Epaphius	nur eine Art – E. secalis
H.	Harpalus	
L.	Loricera	nur eine Art – L. pilicornis
N.	Nebria	
Not.	Notiophilus	
O.	Ophonus	
Pan.	Panagaeus	
Patr.	Patrobus	nur eine Art – P. atrorufus
P.	Poecilus	
Ps.	Pseudoophonus	nur eine Art – Ps. rufipes; nach neuester Nomenklatur zu Harpalus gestellt
Pt	Pterostichus	
Tr.	Trechus	

Anhang III: Gesamtartenliste mit ökologischen und funktionellen Charakteristika (alphabetisch)

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Abax ovalis	Rundlicher Brettläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	2	w	sW	fh	l	b	n		0	2
Abax parallelepipedus	Großer Brettläufer	(PILLER et MITTERPACHER, 1783)	ater (VILLERS 1789)	+	1	w	eW	i	Ll	b	n	7	+	2
Abax parallelus	Schmaler Brettläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	2	w	sW	fh	l	b	(n)	3	0	2
Acupalpus exiguus	Dunkler Buntschnelläufer	DEJEAN, 1829		3	5	h	sOF	f	l	m		2	(--)	
Acupalpus flavicollis	Nahtstreifen- Buntschnelläufer	(STURM, 1825)		+	5	h	eOF	f	l	m		4	+	
Acupalpus meridianus	Feld- Buntschnelläufer	(LINNAEUS, 1761)		+	5	(h)	eO	f	l	m		5	(-)	
Acupalpus parvulus	Rückenfleckiger Buntschnelläufer	(STURM, 1825)	dorsalis (FABRICIUS 1787) nec. PONT (1763)	V*	5	h	eOF	f	l	m		6	0	
Agonum afrum	Dunkler Glanzflachläufer	(DUFTSCHMID, 1812)	Agonum moestum (DUFTSCHMID 1812)	+	4	h	eF	f	l	d		7	0	2
Agonum fuliginosum	Gedrungener Flachläufer	(PANZER, 1809)	Europhilus fuliginosus	+	4	hw	eWF	fh	l	d		8	++	2
Agonum marginatum	Gelbrandiger Glanzflachläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	3	h	eUV	f	l	m	t	7	+	2
Agonum muelleri	Gewöhnlicher Glanzflachläufer	(HERBST, 1784)	mülleri	+	4	(h)	eO	f	l	m	(t)	9	+	2
Agonum sexpunctatum	Sechspunkt- Glanzflachläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	(h)	eO	fh	l	m	t	7	0	2
Agonum viduum	Grünlicher Glanzflachläufer	(PANZER, 1797)	obscurum (PAYKULL 1790)	+	4	h	sOF	f	l	m	(t)	5	+	2
Amara aenea	Erzfarbener Kamelläufer	(De GEER, 1774)		+	4	(x)	eOT	f	l	m	t	9	+	4
Amara aulica	Kohldistel- Kamelläufer	(PANZER, 1797)		+	3	eu	eO	h	L	m	n	6	0	4
Amara bifrons	Brauner Punkthals- Kamelläufer	(GYLLENHAL, 1810)		+	4	x	sOT	h	L	m	n	8	0	4
Amara communis	Schmaler Wiesen- Kamelläufer	(PANZER, 1797)	⁷⁰	+	4	(h)	eO	fh	l	m	t		+	4
Amara consularis	Breithals- Kamelläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	4	(x)	sOT	h	L	m	n	4	(--)	3

⁷⁰ pseudocommunis BURAKOWSKI 1957, pulpani KULT 1949, makolskii ROUAL 1923

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Amara convexior	Gedrungener Wiesen-Kamell.	STEPHENS, 1828		+	4	(x)	eOT	f	I	m	t	8	(--)	4
Amara cursitans	Pechbrauner Kamelläufer	ZIMMERMANN, 1832	fuscicornis ZIMMER- MANN 1831	V	4	x	eOT	h	L	m	n		(-)	4
Amara curta	Kurzer Kamelläufer	DEJEAN, 1828		V	4	x	sOT	f	I	m	t	6	0	4
Amara equestris	Plumper Kamelläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	3	x	sOT	h	L	m	(n)	4	(--)	4
Amara eurynota	Großer Kamelläufer	(PANZER, 1797)	eyrinota	V	3	(x)	eOT	fh	L	m	t		(--)	4
Amara familiaris	Gelbbeiniger Kamelläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	4	(x)	eO	f	I	m	t	9	+	4
Amara lucida	Leuchtender Kamelläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		V*	4	x	sOT	fh	I	m	t	5	-	4
Amara lunicollis	Dunkelhörniger Kamelläufer	SCHIÖDTE, 1837		+	4	eu	ub	f	I	m	t	8	0	4
Amara majuscula	Östlicher Kamelläufer	(CHAUDOIR, 1850)		+	4	(x)	?	i	L	m	(n)	4	0	4
Amara montivaga	Kahnförmiger Kamelläufer	STURM, 1825		V	4	(x)	sOT	?	LI	?	t	3	-	4
Amara nitida	Glänzender Kamelläufer	STURM, 1825		3	4	(x)	eO	f	I	m	t		0	4
Amara ovata	Ovaler Kamelläufer	(FABRICIUS, 1792)		+	4	eu	eO	fh	I	m	t	6	0	4
Amara plebeja	Dreifingriger Kamelläufer	(GYLLENHAL, 1810)		+	4	eu	eO	f	I	m	t	9	+	4
Amara similata	Gewöhnlicher Kamelläufer	(GYLLENHAL, 1810)		+	4	eu	eO	f	I	m	t	7	0	4
Amara sprete	Flachhalsiger Kamelläufer	DEJEAN, 1831		+	4	(x)	eOT	f	I	m	t	9	0	4
Amara strenua	Auen-Kamelläufer	ZIMMERMANN, 1832		2	3-4	h	sOF	fh	I	m	t	3	(-)	4
Amara tibialis	Zwerg-Kamelläufer	(PAYKULL, 1798)		V	4	x	eOT	fh	I	m	t	6	(--)	4
Anchomenus dorsalis	Bunter Enghalsläufer	(PONTOPPIDAN, 1763)	Platynus dorsalis	+	4	(x)	eO	fh	I	m	n	7	++	2
Anisodactylus binotatus	Gewöhnlicher Rotstirnläufer	(FABRICIUS, 1787)		+	3	(h)	eOF	f	I	m	(n)	7	0	4
Anthracus consputus	Herzhals- Buntschnelläufer	(DUFTSCHMID, 1812)	wimmeli REITTER 1893, Acupalpus consputus	3	5	h	sOF	f	I	m		2	0	2
Asaphidion flavipes	Gewöhnlicher Haarahlenläufer	(LINNAEUS, 1761)		+	5	eu	eO	f	L	m	t	8	+	1
Badister bullatus	Gewöhnlicher Wanderläufer	(SCHRANK, 1798)	bipustulatus (F.)	+	4	eu	eO	f	I	m	(t)	8	0	2
Badister lacertosus	Stutzfleck- Wanderläufer	STURM, 1815		+	4	hw	eWF	f	I	m		6	0	2

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Badister sodalis	Kleiner Gelbschul- ter-Wanderläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	5	h	eF	f	l	d		5	0	2
Badister unipustulatus	Großer Wanderläufer	BONELLI, 1813		2	4	h	sF	f	l	m		5	0	2
Bembidion assimile	Flachmoor- Ahlenläufer	GYLLENHAL, 1810		V*	5	h	sOF	f	l	d		6	+	2
Bembidion biguttatum	Zweifleckiger Ahlenläufer	(FABRICIUS, 1779)		+	5	h	eOF	f	l	m	t	5	0	2
Bembidion dentellum	Metallblauer Ahlenläufer	(THUNBERG, 1787)		+	4	h	eUV	f	l	m		5	0	2
Bembidion femoratum	Kreuzgezeichneter Ahlenläufer	STURM, 1825		+	5	?	eOT	fh	l	m	n	6	+	2
Bembidion gilvipes	Feuchtbrachen- Ahlenläufer	STURM, 1825		V*	5	h	sOF	f	l	d		3	0	2
Bembidion guttula	Wiesen-Ahlenläufer	(FABRICIUS, 1792)		V*	5	h	eOF	f	l	d	n	8	+	2
Bembidion lampros	Gewöhnlicher Ahlenläufer	(HERBST, 1784)		+	5	eu	eO	f	l	d	t	9	+	1
Bembidion lunulatum	Sumpf-Ahlenläufer	(GEOFFROY in FOURCROY, 1785)		+	5	h	eUV	f	l	m		6	++	2
Bembidion mannerheimii	Sumpfwald- Ahlenläufer	C.R. SAHLBERG , 1827	unicolor CHAUDOIR 1850	+	5	hw	eWF	f	l	b		3	-	2
Bembidion minimum	Kleiner Ahlenläufer	(FABRICIUS, 1792)	pusillum GYLLENHAL	+	5	h	eOF	f	l	m	t	5	0	2
Bembidion obtusum	Schwachgestreifter Ahlenläufer	AUDINET- SERVILLE, 1821		+	5	(x)	eO	f	l	d	(t)	5	0	2
Bembidion octomaculatum	Achtfleck- Ahlenläufer	(GOEZE, 1777)		2	5	h	eUV	f	l	m			0	2
Bembidion properans	Feld-Ahlenläufer	(STEPHENS, 1828)		+	5	eu	eO	fh	l	d	t	8	++	2
Bembidion quadrimaculatum	Vierfleck- Ahlenläufer	(LINNAEUS, 1761)	quadriguttatum (FABRICIUS 1775)	+	5	eu	eO	fh	l	m	t	2	0	2
Bembidion semipunctatum	Grünbindiger Ahlenläufer	(DONOVAN, 1806)	adustum SCHAUM 1860	+	5	h	eUV	f	l	m	t	5	-	2
Bembidion tetracolum	Gewöhnlicher Ufer-Ahlenläufer	SAY, 1823	ustulatum	+	4	(h)	eOF	f	l	d	n	8	++	2
Bembidion varium	Veränderlicher Ahlenläufer	(OLIVIÉR, 1795)		+	5	h	sUV	f	l	m	t	4	0	2
Blemus discus	Quergebänderter Haarflinkläufer	(FABRICIUS, 1801)	Lasiotrechus discus	+	5	(h)	eOF	h	L	m		6	0	
Brachinus crepitans	Großer Bombardierkäfer	(LINNAEUS, 1758)		V*	4	(x)	sOT	fh	l	m	t		(-)	
Bradycellus harpalinus	Gewöhnlicher Rundbauchläufer	(AUDINET- SERVILLE, 1821)		+	5	(x)	eO	fh	L	d	(n)	9	+	4

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Calathus fuscipes	Großer Kahnläufer	(GOEZE, 1777)		+	3	(x)	eOT	h	L	d	n	9	+	2
Calathus melanocephalus	Rothalsiger Kahnläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	(x)	eOT	h	L	d	n	10	+	2
Calathus rotundicollis	Wald-Kahnläufer	DEJEAN, 1828	piceus (MARSHAM 1802)	+	3	w	eWF	h	L	d	n	8	+	2
Callistus lunatus	Mondfleckläufer	(FABRICIUS, 1775)		2	4	x	sOT	f	l	m	t		-	
Carabus auratus	Goldlaufkäfer	LINNAEUS, 1761		+	1	(x)	sO	f	l	b	t	3	-	2
Carabus auronitens	Goldglänzender Laufkäfer	FABRICIUS, 1792		+	1	w	sW	f	l	b	(t)		0	2
Carabus cancellatus	Feld-Laufkäfer	ILLIGER, 1798		V	1	(x)	eO	f	l	b	(n)	6	--	2
Carabus convexus	Kurzwegwölbter Laufkäfer	FABRICIUS, 1775		3	2	(x)	ub	f	l	b	n		(--)	2
Carabus coriaceus	Lederlaufkäfer	LINNAEUS, 1758		+	1	w	eW	fh	LI	b	n	5	0	2
Carabus granulatus	Gekörnter Laufkäfer	LINNAEUS, 1758		+	1	(h)	eF	fh	l	d	n	7	+	2
Carabus irregularis	Schluchtwald-Laufkäfer	FABRICIUS, 1792		V*	1	w	sW			b	(n)			2
Carabus monilis	Feingestreifter Laufkäfer	FABRICIUS, 1792		V	1	(x)	eO	fh	LI	b	n	5	0	2
Carabus nemoralis	Hain-Laufkäfer	MÜLLER, 1764		+	1	eu	eW	fh	l	b	n	8	+	2
Carabus violaceus	Violettstrandiger Laufkäfer	FABRICIUS, 1787		+	1	w	eW	fh		b	n	6	0	2
Chlaenius nigricornis	Sumpfwiesen-Sammetläufer	(FABRICIUS, 1787)		V*	3	h	sUV	f	l	m	(t)	6	--	
Chlaenius vestitus	Gelbspitziger Sammetläufer	(PAYKULL, 1790)		+	3	h	sUV	f	LI	m	(n)	3	0	
Cicindela campestris	Feld-Sandlaufkäfer	LINNAEUS, 1758		+	3	(x)	eOT	i	LI	m	t	5	0	2
Clivina collaris	Zweifarbiger Grabspornläufer	(HERBST, 1784)	contracta (FOURCROY 1785)	V	4	(h)	eOF	f	l	m	(t)	6	0	3
Clivina fossor	Gewöhnlicher Grabspornläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	eu	eOF	f	l	d	(t)	9	0	3
Cychrus caraboides	Gewöhnlicher Schaufelläufer	(LINNAEUS, 1758)	rostratus LINNÉ, 1758	+	2	w	eW	h	L	b	n	6	0	2
Demetrias imperialis	Gefleckter Halmläufer	(GERMAR, 1824)		V*	4	h	eOF	f	l	m			++	
Demetrias monostigma	Ried-Halmläufer	SAMOUELLE, 1819		+	5	(h)	eOF	f	l	d		4	+	
Diachromus germanus	Bunter Schnellläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	(x)	eO			m			(-)	4
Dromius agilis	Brauner Rindenläufer	(FABRICIUS, 1787)		+	4	a	eW	fh	l	m	n	4	0	2

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Dyschirius aeneus	Sumpf-Handläufer	(DEJEAN, 1825)		+	5	h	sUV	f	l	m	t	3		2
Dyschirius globosus	Gewöhnlicher Handläufer	(HERBST, 1784)		+	5	(h)	ub	fh	l	d	t	9	0	2
Dyschirius intermedius	Mittlerer Ziegelei- Handläufer	PUTZEYS, 1846		3	5	h	sUV	f	l	m			(--)	2
Dyschirius luedersi	Dunkler Handläufer	WAGNER, 1915	tristis STEPHENS 1827	+	5	h	sUV	f	l	m		3	++	2
Dyschirius politus	Bronzeglänzender Handläufer	(DEJEAN, 1825)		+	5	(h)	eOF	f	l	m		5	(--)	2
Dyschirius thoracicus	Gehörnter Handläufer	(ROSSI, 1790)	arenosus STEPHENS 1827	+	5	h	eUV	f	l	m	t	5	0	2
Elaphrus cupreus	Glänzender Uferläufer	DUFTSCHMID, 1812		+	4	h	eUV	f	l	m	t	5	++	2
Elaphrus riparius	Kleiner Uferläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	h	eUV	f	l	m	t	6	+	2
Epaphius secalis	Sumpf-Flinkläufer	(PAYKULL, 1790)	Trechus secalis	+	5	hw	eF	h	L	b		4	-	2
Harpalus affinis	Haarand- Schnellläufer	(SCHRANK, 1781)	aeneus (FABRICIUS 1775)	+	3	(x)	eOT	fh	LI	m	(n)	9	+	4
Harpalus distinguendus	Düstermetallischer Schnellläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	3	(x)	eOT	fh	L	m	t	2	0	4
Harpalus latus	Breiter Schnellläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	3	eu	ub	i	LI	m	n	8	0	4
Harpalus luteicornis	Zierlicher Schnellläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		V	4	(x)	?	f		m		3	(-)	4
Harpalus rubripes	Metallglänzender Schnellläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	3	(x)	eOT	fh	LI	m	(n)	5	-	4
Harpalus signaticornis	Kleiner Harschnellläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	4	(x)	eOT	f	l	m	n		0	4
Harpalus tardus	Gewöhnlicher Schnellläufer	(PANZER, 1797)		+	3	(x)	eOT	fh	l	m	t	8	(-)	4
Leistus ferrugineus	Gewöhnlicher Bartläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	4	w	eWT	h	L	d	n	8	+	1
Leistus terminatus	Schwarzköpfiger Bartläufer	HELLWIG in PANZER, 1793	rufescens (FABRICIUS 1775)	+	4	hw	eWF	h	L	d	n	8	+	1
Loricera pilicornis	Borstenhornläufer	(FABRICIUS, 1775)	coerulescens	+	4	(h)	eOF	fh	l	m	(n)	10	++	1
Microlestes maurus	Gedrungener Zwergstutzläufer	(STURM, 1827)		+	5	(x)	eOT	f	l	d	t	2	-	
Microlestes minutulus	Schmaler Zwergstutzläufer	(GOEZE, 1777)		+	5	(x)	eOT	f	l	m	(t)	3	0	
Molops elatus	Großer Striemenläufer	(FABRICIUS, 1801)		+	3	w	sW	f	l	b	(n)			
Molops piceus	Kleiner Striemenläufer	(PANZER, 1793)		+	3	w	eW	f	l	b	(n)		(-)	

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
<i>Nebria brevicollis</i>	Gewöhnlicher Dammläufer	(FABRICIUS, 1792)		+	3	w	eW	h	L	m	n	10	++	2
<i>Nebria salina</i>	Feld-Dammläufer	FAIRMAIRE & LABOULBÉNE, 1854	degenerata (STRAUSS- FUSS 1862), iberica (OLIVIER 1876)	+	3	(x)	eOT	h	L	m	n	5	0	2
<i>Notiophilus aesthuans</i>	Schmaler Laubläufer	MOTSCHULSKY, 1864	pusillus WATERHOUSE 1833, aestuans	V*	5	(x)	eOT	i	LI	d	t	2	0	1
<i>Notiophilus aquaticus</i>	Dunkler Laubläufer	(LINNAEUS, 1758)		V*	5	(x)	eOT	i	LI	d	t	9	0	1
<i>Notiophilus biguttatus</i>	Zweifleckiger Laubläufer	(FABRICIUS, 1779)		+	5	w	eW	fh	l	d	t	9	+	1
<i>Notiophilus palustris</i>	Gewöhnlicher Laubläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	5	(h)	eWF	fh	l	d	t	8	0	1
<i>Notiophilus substriatus</i>	Schwachgestreifter Laubläufer	WATERHOUSE, 1833		+	5	(h)	eOF	f	l	m	t	7	0	1
<i>Ocys harpaloides</i>	Weichholzrinden- Ahnenläufer	(AUDINET- SERVILLE, 1821)	<i>Bembidion harpaloides</i>	3	5	hw	eF	f		m		4	0	2
<i>Oodes helopioides</i>	Eiförmiger Sumpfläufer	(FABRICIUS, 1792)		+	4	h	sUV	f	l	m		5	0	
<i>Ophonus ardosiacus</i>	Blauer Haarschnelläufer	(LUTSHNIK , 1922)	<i>Harpalus stictus</i> STEPHENS 1828	+	4	(x)	eOT	f	l	?	t		(--)	4
<i>Ophonus azureus</i>	Leuchtender Haarschnelläufer	(FABRICIUS, 1775)		+	4	x	sOT	f	l	d	t	3	(-)	4
<i>Ophonus melletii</i>	Melle's Haarschnelläufer	(HEER, 1837)		3	4	x	sOT	i	LI	m			0	4
<i>Ophonus nitidulus</i>	Grüner Haarschnelläufer	STEPHENS, 1828	<i>Harpalus punctatulus</i> (DUFTSCHMID 1812)	+	3	(x)	?	f	LI	m	t	3	--	4
<i>Ophonus puncticeps</i>	Feinpunktierter Haarschnelläufer	STEPHENS, 1828	angusticollis (MÜLLER 1921)	+	4	(x)	eOT	h	l	m	t	3	(-)	4
<i>Ophonus puncticollis</i>	Grobpunktierter Haarschnelläufer	(PAYKULL, 1798)		V	4	x	sOT		l	m	n	2	0	4
<i>Ophonus rufibarbis</i>	Breithalsiger Haarschnelläufer	(FABRICIUS, 1792) ⁷¹		+	3	(x)	ub	i	L	m	n	5	++	4
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	Sumpf- Enghalsläufer	(HERBST, 1784)	<i>Platynus obscurus</i>	+	4	hw	eWF	i	LI	d	n	8	+	2
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	Trockenwiesen- Kreuzläufer	(FABRICIUS, 1775)		+	4	(x)	eOT	f	l	m	t	6	(--)	2
<i>Panagaeus cruxmajor</i>	Feuchtbrachen- Kreuzläufer	(LINNAEUS, 1758)		V	4	h	eUV	f	l	m	t	5	(-)	2
<i>Paranchus albipes</i>	Ufer-Enghalsläufer	(FABRICIUS, 1796)	<i>Platynus ruficornis</i> (GOEZE 1777) nec.	+	3	h	sUV	i	l	d		4	0	2

⁷¹ brevicollis AUDINET-SERVILLE 1821, seladon SCHAUBERGER 1926

Anhang

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
			DEJEAN 1774, Platynus albipes											
Patrobus atrorufus	Gewöhnlicher Grubenhalsläufer	(STROEM, 1768)	excavatus (PAYKULL 1790)	+	4	hw	eWF	h	L	d	n	5	0	2
Philorhizus sigma	Sumpf- Rindenläufer	(P. ROSSI, 1790)	Dromius sigma	V*	5	(h)	sOF	f	l	d		3	0	2
Platynus assimilis	Schwarzer Enghalsläufer	(PAYKULL, 1790)		+	3	hw	eWF	fh	l	d	n	7	+	2
Poecilus cupreus	Gewöhnlicher Buntgrabläufer	(LINNAEUS, 1758)		+	3	eu	eO	f	l	m	(t)	7	--	3
Poecilus versicolor	Glatthalsiger Buntgrabläufer	(STURM, 1824)	coerulescens auct. nec. LINNÉ	+	3	eu	eO	fh	l	m	t	9	0	2
Pseudoophonus rufipes	Gewöhnlicher Haarschnellläufer	(De GEER, 1774)	pubescens (MÜLLER 1776)	+	2	(x)	eOT	h	L	m	n	10	+	3
Pterostichus anthracinus	Kohl-schwarzer Grabläufer	(ILLIGER, 1798)		+	3	hw	eWF	f	l	d	n	4	0	2
Pterostichus burmeisteri	Kupfriger Grabläufer	HEER, 1838	metallicus (FABRICIUS 1792) nec (SCOPOLI 1773)	+	3	w	eW	f		b	n			2
Pterostichus gracilis	Zierlicher Grabläufer	(DEJEAN, 1828)	guentheri STURM, 1824	3	3	h	eOF	fh	l	m	n		-	2
Pterostichus longicollis	Langhalsiger Grabläufer	(DUFTSCHMID, 1812)	inaequalis (MARSHAM 1802) nec. PANZER 1796, Pedius longicollis	3	4	(h)	eO	f	l	d	n		(-)	2
Pterostichus macer	Herzhals- Grabläufer	(MARSHAM, 1802)		+	3	(h)	eOF	f	l	m	n		0	2
Pterostichus madidus	Gebüsch- Grabläufer	(FABRICIUS, 1775)		+	2	w	eW	i	L	b	(n)	4	0	3
Pterostichus melanarius	Gewöhnlicher Grabläufer	(ILLIGER, 1798)	vulgaris auct. nec. LINNÉ	+	2	eu	eO	i	LI	d	(n)	9	+	2
Pterostichus niger	Großer Grabläufer	(SCHALLER, 1783)		+	1	w	eW	h	LI	d	n	9	++	2
Pterostichus nigrita	Schwärzlicher Grabläufer	(PAYKULL, 1790)		+	3	h	eOF	fh	l	m	n	9	+	2
Pterostichus oblongopunctatus	Gewöhnlicher Wald-Grabläufer	(FABRICIUS, 1787)		+	3	w	eW	fh	l	d	(t)	7	+	2
Pterostichus ovoideus	Flachhäugiger Grabläufer	(STURM, 1824)	interstinctus STURM 1824	+	4	(h)	eF	f						2
Pterostichus strenuus	Kleiner Grabläufer	(PANZER, 1797)		+	4	(h)	eF	fh	l	d	n	9	++	2
Pterostichus vernalis	Frühlings- Grabläufer	(PANZER, 1796)		+	4	h	eOF	f	l	d	n	9	++	2
Stenolophus mixtus	Dunkler Scheiben- hals-Schnellläufer	(HERBST, 1784)		+	4	h	eOF	f	l	m	(n)	6	+	2

Lat. Name	Dt. Name	Erstbeschreibung	Synonym	RL D	Größe	Ökologie	Habitat	Fortpflan- zung	Überwin- terung	Flügel	Aktivi- tät	Eury- topie	Bestand Entw.	Nahrung
Stenolophus teutonius	Bunter Scheiben- hals-Schnellläufer	(SCHRANK, 1781)		+	4	h	eOF	f	l	m		2	0	2
Stomis pumicatus	Spitzzangenläufer	(PANZER, 1796)		+	4	(h)	eO	f	l	d	n	6	0	2
Syntomus truncatellus	Gewöhnlicher Zwergstreuläufer	(LINNAEUS, 1761)		+	5	(x)	eOT	f	l	d	(t)	8	0	2
Synuchus vivalis	Scheibenhalsläufer	(ILLIGER, 1798)	nivalis (PANZER 1797) nec. PAYKULL 1790)	+	4	(x)	eO	h	L	d	n	8	(--)	4
Trechoblemus micros	Bräunlicher Haarflinkläufer	(HERBST, 1784)		+	5	(h)	eOF	fh	l	m		6	0	1
Trechus obtusus	Schwachgestreifter Flinkläufer	ERICHSON, 1837		+	5	hw	eW	h	L	d	n	8	++	1
Trechus quadristriatus	Gewöhnlicher Flinkläufer	(SCHRANK, 1781)		+	5	(x)	eO	h	L	m	n	8	0	1
Trichotichnus laevicollis	Glatter Stirnfurchenläufer	(DUFTSCHMID, 1812)		+	3	w	eW	i			(n)		0	

Abkürzungen

RL Deutschland (Trautner et al. 1997): 2 = stark gefährdet, 3 = gefährdet, V = Art der Vorwarnstufe, V* = Art der Vorwarnstufe mit sehr unterschiedlicher Gefährdungssituation in Deutschland, + = ungefährdet.

Größe (Barndt et al. 1991): 1 = >18 mm; 2 = 13 – 18 mm; 3 = 9 – 12,9 mm; 4 = 5 – 8,9 mm; 5 = <5 mm.

Ökologische Ansprüche (Barndt et al. 1991): a = arboricol, (h)/h = (überwiegend) hygrophil, hw = Art feuchter Wälder i.W.S., w = Waldart, (x)/x = (überwiegend) xerophil, eu = euryök.

Biotopbindung (Raths & Riecken 1999 u.a.): e = eurytop (mit Schwerpunkt in entsprechenden Biotopen, aber auch in andere Lebensräume streuend), s = stenotop (ausschließlich in entsprechenden Biotopen zu finden), O = Offenlandsart, OF = Art feuchter Offenlandbiotope, OT = Art trockener Offenlandbiotope, UV = Art vegetationsreicher Ufer, W = Waldart, WF = Art feuchter Wälder, WT = Art trockener Wälder, F = Art feuchter Biotope, ub = eurytope Art, Ubiquist, ? = Einstufung unklar.

Überwinterung (s. Kap. 5.1.2): l = Imaginalüberwinterer, L = Larvalüberwinterer, Ll = beide Typen vorhanden.

Reproduktion (s. Kap. 5.1.2): f = Frühjahr, fh = Frühjahr mit aktivem Herbstbestand, s = Sommer, h = Herbst, i = instabil.

Flügelausbildung (s. Kap. 5.1.2): b = brachypter, d = dimorph, m = makropter.

Aktivität (s. Kap. 5.1.2): n = nachtaktiv, (n) = überwiegend nachtaktiv, t = tagaktiv, (t) = überwiegend tagaktiv.

Eurytopie (Turin 2000): 1 = äußerst stenotop, 2 = sehr stenotop, 3 = ziemlich stenotop, 4 = mäßig stenotop, 5 = mittlere ökologische Amplitude, 6 = mäßig eurytop, 7 = ziemlich eurytop, 8 = eurytop, 9 = sehr eurytop, 10 = sehr eurytop – ubiquistisch.

Bestandsentwicklung (Turin 2000): 0 = keine Veränderung, ++ = (starke) Zunahme, + = tendenzielle Zunahme, - = tendenzielle Abnahme, (-) = tendenzielle Abnahme in Teil des Areals, -- = starke Abnahme, (--) = starke Abnahme in großem Teil des Areals.

Nahrung (s. Kap. 5.1.2): 1 = Collembolen-Jäger; 2 = Generalist; 3 = mixophag, tierische + pflanzliche Kost; 4 = phyto- bzw. spermophag.



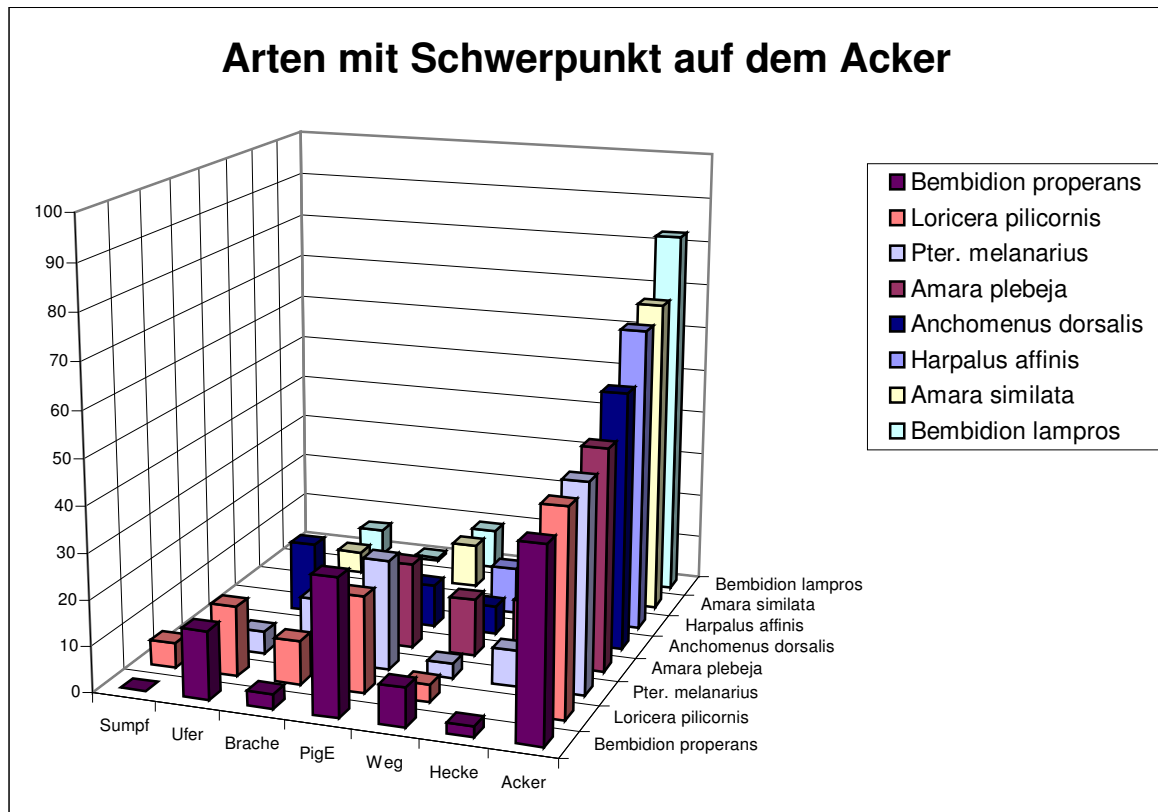
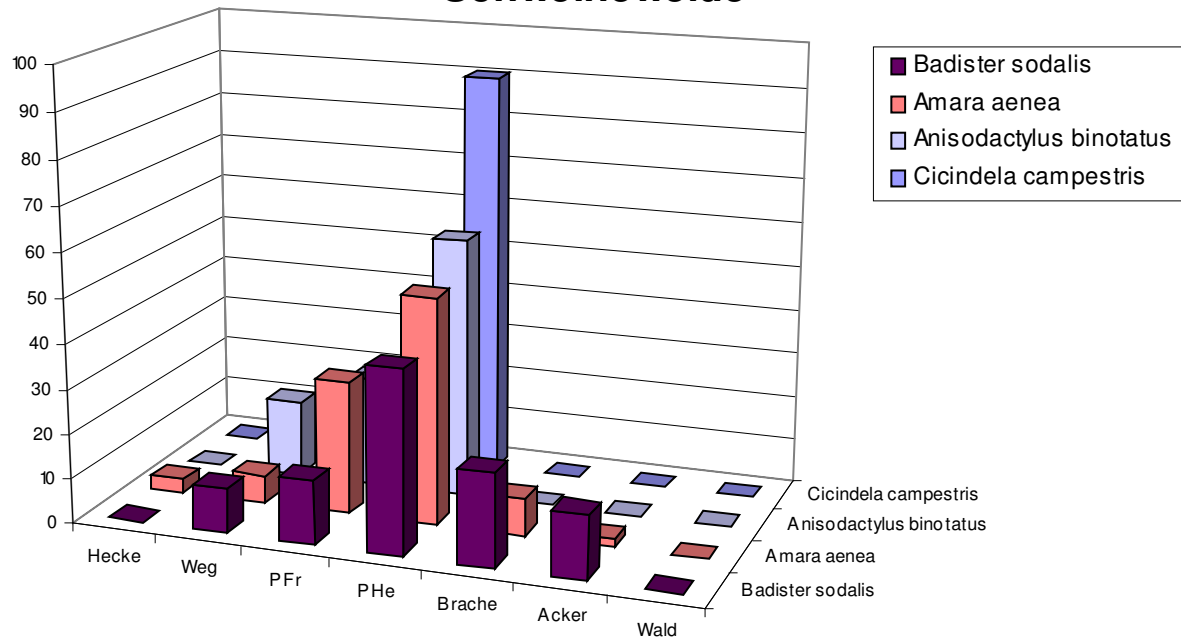
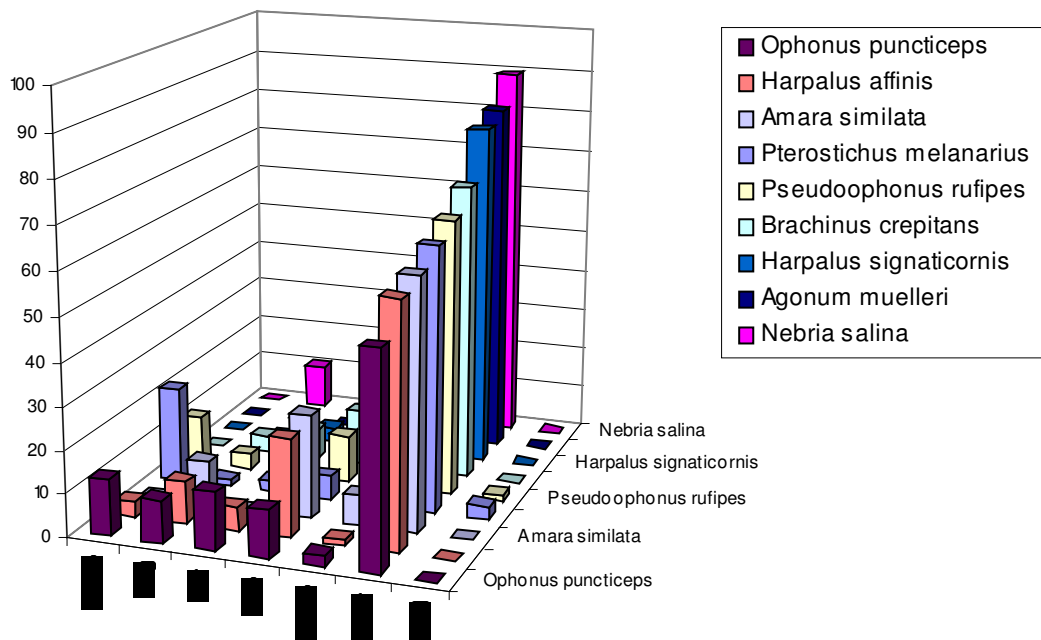


Abb. I: **Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Bruchtaue.**
 Exemplarische Darstellung von drei Artengruppen mit Schwerpunkt auf Schweineweide, Acker und Ufergehölzsaum. Arten mit < 5 Nachweisen sind nicht berücksichtigt.

Arten mit Schwerpunkt auf der Herbst-Schweineweide



Arten mit Schwerpunkt auf dem Wildacker



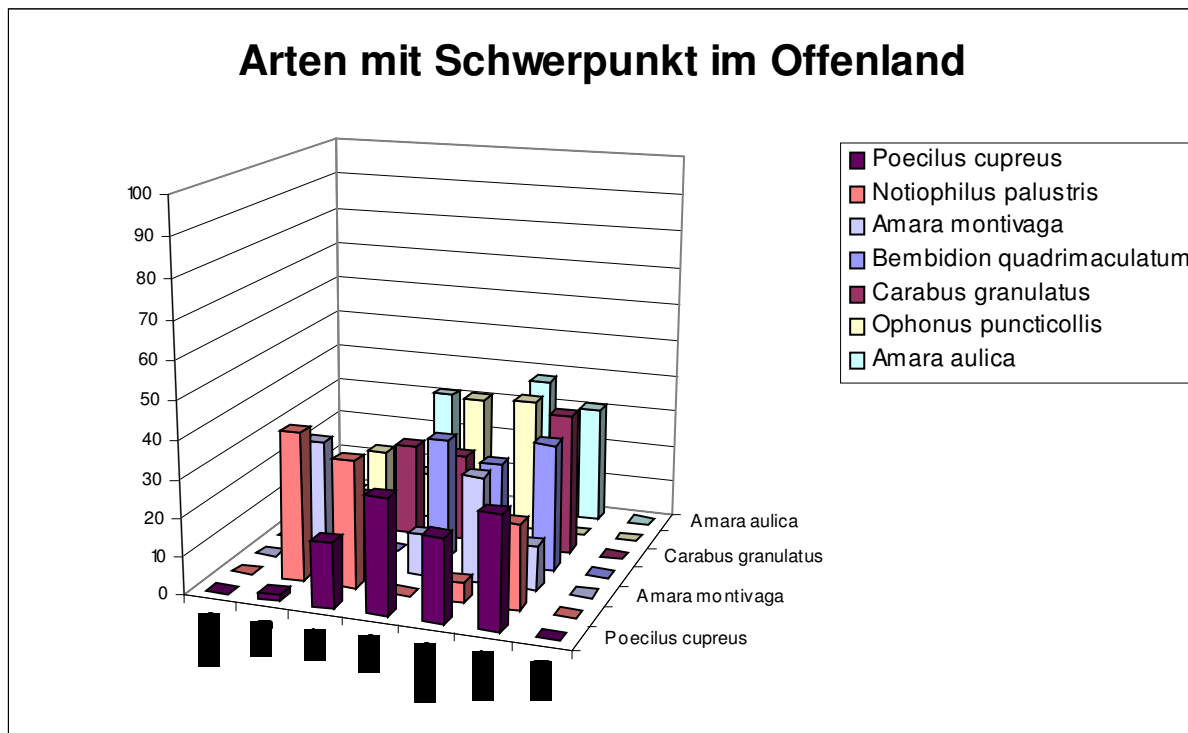


Abb. II: **Aktivitätsdominanz der einzelnen Arten entlang eines Transektes quer zum Standort Schmandberg.**
 Exemplarische Darstellung von drei Artengruppen mit Schwerpunkt auf Herbst-Schweineweide, Wildacker und im Offenland. Arten mit < 5 Nachweisen sind nicht berücksichtigt.

Anhang V: Ergebnisse Richtungsfallen Bruchtaue

Tab. I: Laufkäferaktivität in den Richtungsfallen (n=12) am Standort Bruchtaue. Aus / Ein = Wanderungsrichtung in Bezug zur Schweineweide. kursiv = Arten, die im Rahmen der regulären Bodenfallenerfassung nicht am Standort nachgewiesen wurden.

Artname	Richtung Ufer		Richtung Brache		Richtung Acker		Gesamt
	Aus	Ein	Aus	Ein	Aus	Ein	
Pterostichus strenuus	146	132	141	105	20	40	584
Nebria brevicollis	128	162	6	4	5	6	311
Pterostichus vernalis	21	28	69	54	12	19	203
Poecilus versicolor	17	11	55	65	33	22	203
Bembidion tetracolum	67	53	28	21	1	7	177
Pterostichus melanarius	60	26	17	23	28	17	171
Platynus assimilis	60	41	2	1	1		105
Amara communis	1	6	7	15	33	34	96
Harpalus latus	17	17	8	10	17	18	87
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	41	33	1				75
Trechus quadristriatus	8	14	7	4	15	9	57
Pterostichus anthracinus	10	14	10	19			53
Bembidion properans	5	7	23	11	3	4	53
Clivina fossor	17	6	15	9		4	51
<i>Notiophilus palustris</i>	14	8	1	1	6	20	50
Epaphius secalis	4	6	19	9			38
Stomis pumicatus	11	7	1	2	11	5	37
Asaphidion flavipes	16	4	3	7			30
Anchomenus dorsalis	17	5		3	1	2	28
Agonum muelleri	8	6	3	8			25
Pseudoophonus rufipes	5	6	3	3		7	24
Panagaeus cruxmajor			8	7	4	4	23
Bembidion lampros	14	4	2	2			22
<i>Badister lacertosus</i>	10	5	1	2		2	20
Carabus granulatus	11	2			2	3	18
Anisodactylus binotatus	5	5	3	4		1	18
<i>Notiophilus biguttatus</i>	8	7					15
Abax ovalis	2	6	2	3		2	15
Carabus nemoralis	4	2	2		2	4	14
Pterostichus nigrita	5	1	2	5			13
Bembidion mannerheimii	1		6	4			11
Amara similata	2	1	1	2	3	1	10
Loricera pilicornis	3	4		1		1	9
Dyschirius globosus		2	3	4			9
Amara aenea	1	2	1	2		3	9
Bembidion obtusum	4	1	2	1			8
Bembidion biguttatum	2		4	2			8
Leistus ferrugineus	1	1	1		1	3	7
Bembidion guttula			5	2			7
Amara plebeja	3		3			1	7
Amara convexior	1		2		2	2	7
Patrobus atrorufus	3	2	1				6

Artname	Richtung Ufer		Richtung Brache		Richtung Acker		Gesamt
	Aus	Ein	Aus	Ein	Aus	Ein	
<i>Calathus rotundicollis</i>	3	3					6
<i>Pterostichus niger</i>	2	1		1	1		5
<i>Pterostichus burmeisteri</i>	2	3					5
<i>Agonum fuliginosum</i>		1	2	2			5
<i>Leistus terminatus</i>			1		2	1	4
<i>Calathus melanocephalus</i>	1	2	1				4
<i>Badister bullatus</i>		1			1	2	4
<i>Poecilus cupreus</i>					2	1	3
<i>Ophonus rufibarbis</i>	1	2					3
<i>Cychrus caraboides</i>	1		1	1			3
<i>Clivina collaris</i>			2	1			3
<i>Amara lunicollis</i>					2	1	3
<i>Amara familiaris</i>					1	2	3
<i>Trichotichnus laevis</i>	1	1					2
<i>Oodes helopioides</i>			1	1			2
<i>Harpalus affinis</i>			1			1	2
<i>Bembidion quadrimaculatum</i>	1		1				2
<i>Bembidion lunulatum</i>	1		1				2
<i>Amara aulica</i>	1	1					2
<i>Agonum sexpunctatum</i>					1	1	2
<i>Ophonus nitidulus</i>		1					1
<i>Notiophilus substriatus</i>					1		1
<i>Molops piceus</i>		1					1
<i>Molops elatus</i>	1						1
<i>Harpalus tardus</i>		1					1
<i>Elaphrus cupreus</i>				1			1
<i>Calathus fuscipes</i>		1					1
<i>Bradycellus harpalinus</i>			1				1
<i>Badister sodalis</i>					1		1
<i>Amara ovata</i>					1		1
<i>Agonum viduum</i>			1				1
<i>Acupalpus meridionalis</i>					1		1
Gesamtsumme	768	656	481	422	214	250	2.791
Artenzahl	50	49	49	40	31	34	74

Anhang VI: Reproduktionsnachweise anhand „frischer“ Laufkäferindividuen**Tab. I: Nachweise „frisch“ geschlüpfter, d.h. noch nicht ausgehärteter Laufkäfer an den Standorten Bruchtaue, Schmandberg und Lenzen im Zeitraum 2000-2002 – getrennt nach Nutzungstyp mit Angabe der Häufigkeit und des Nachweismonats.**

Abk. Teilfläche: P = Schweineweide (Pig); B = Brache; R = Referenznutzung (Weide, Wiese); Häufigkeit: ○ = Einzelfund; ⊙ = regelmäßig (2-10 Ind.); ● = häufig (> 10 Ind.); Repro. = Reproduktionstyp; F = Frühjahrsfortpflanzung, H = Herbst...; FH = Frühjahrsfortpflanzung mit aktivem Herbstbestand; i = instabil; Öko = Ökologische Anspruchstypen, s. Anhang.

Artname	Öko	Repro	Monat	Bruchtaue			Schmandb.		Lenzen		
				P	B	R	P	B	P	B	R
Acupalpus exiguus	sOF	F	?						⊙		⊙
Agonum afrum	eF	F	07						○	⊙	
Agonum muelleri	eO	F	08, 09			●					
Agonum viduum	sOF	F	07, 08		○				⊙	⊙	
Amara aenea	eOT	F	08, 09				⊙				
Amara aulica	sO	H	06					○	○		
Amara communis	eO	FH	09, 10			○			○		
Amara convexior	eOT	F	09				○				
Amara lunicollis	ub	F	09						⊙		
Amara similata	eO	F	08	○							
Anchomenus dorsalis	eO	FH	08				○				
Anisodactylus binotatus	eOF	F	09				⊙				
Bembidion biguttatum	eOF	F	07, 09						○	⊙	○
Bembidion gilvipes	sOF	F	09						⊙	⊙	○
Bembidion guttula	eOF	F	07						○	⊙	⊙
Bembidion lampros	eO	F	08, 09	⊙			⊙				
Bembidion properans	eO	FH	08, 09	⊙		⊙	⊙		○		
Bembidion tetracolum	eOF	F	08, 09	⊙	○	○					
Blemus discus	sUV	H	08?	○							
Brachinus crepitans	sOT	FH	08				○				
Cal. melanocephalus	eOT	H	06						○		
Calathus fuscipes	eOT	H	06						○		
Callistus lunatus	sOT	F	08				○				
Carabus granulatus	eF	FH	09						○		
Chlaenius nigricornis	sUV	F	07						⊙		
Clivina collaris	eOF	F	08		○						
Clivina fossor	eOF	F	08, 09	⊙		⊙					
Dyschirius globosus	ub	FH	07, 09	○					⊙		
Elaphrus cupreus	eUV	F	07						○		
Harpalus affinis	eOT	FH	?				○				
Harpalus latus	ub	i	06, 07				○		⊙		
Loricera pilicornis	eOF	FH	07, 08	○		⊙					
Nebria brevicollis	eW	H	04, 05	○				○			
Patrobis atrorufus	eWF	H	06	○	○	○					
Poecilus cupreus	eO	F	07, 09				○		●	●	⊙
Poecilus versicolor	eO	FH	08, 09		○		○		●	⊙	⊙
Pseudoophonus rufipes	eOT	H	09?						○		

Artnamen	Öko	Repro	Monat	Bruchtaue			Schmandb.		Lenzen		
				P	B	R	P	B	P	B	R
Pter. anthracinus	eWF	F	07-09		⊙				⊙	⊙	⊙
Pterostichus melanarius	eO	i	06, 07	⊙		○			●	○	⊙
Pterostichus niger	eW	H	06	○							
Pterostichus strenuus	eF	FH	08, 09		○					⊙	
Pterostichus vernalis	eOF	F	08, 09	⊙		⊙				○	○
Trechus quadristriatus	eO	H	04, 06	○	○						
Anzahl				14	8	9	12	2	22	11	9
Anteil Frühjahrsarten (%)				57,1	75	77,8	91,7	0,0	72,7	90,9	88,9
Unterschied reguläre Erfassung (%)				-20	+2	-1	+12	-74	-13	+3	+5

Anhang VII: Flügelausbildung bei den dimorphen Laufkäferarten**Tab. I: Gesamtartenliste (Aktivität) der hinsichtlich der Flügelausbildung dimorphen Laufkäfer am Standort Bruchtaue mit Angabe der tatsächlichen Flügellänge – getrennt nach Teilflächen.**

Art	Brache		PE		PI		Weide		Gesamt	
	makro	brach	makro	brach	makro	brach	makro	brach	makro	brach
Agonum afrum	1	0	2	0	0	0	0	0	3	0
Agonum fuliginosum	1	4	0	0	0	1	0	0	1	5
Bembidion guttula	0	5	1	0	0	0	0	0	1	5
Bembidion lampros	0	18	0	14	1	26	0	2	1	60
Bembidion obtusum	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3
Bembidion properans	3	17	3	59	10	89	1	54	17	219
Bembidion tetracolum	18	1	167	20	156	7	12	1	353	29
Cal. melanocephalus	2	2	0	3	0	2	0	0	2	7
Calathus rotundicollis	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
Carabus granulatus	2	7	0	23	0	84	1	7	3	121
Clivina fossor	4	102	7	231	14	240	13	223	38	796
Dyschirius globosus	0	39	0	25	0	42	0	3	0	109
Leistus terminatus	1	1	0	0	1	0	0	0	2	1
Patrobus atrorufus	0	34	0	26	0	10	0	119	0	189
Platynus assimilis	1	0	24	0	2	0	5	0	32	0
Pter. anthracinus	2	83	0	43	0	43	0	8	2	177
Pter. melanarius	0	175	2	293	2	290	0	123	4	881
Pterostichus niger	14	6	96	3	85	0	11	0	206	9
Pterostichus strenuus	4	67	6	46	15	87	5	13	30	213
Pterostichus vernalis	72	7	137	19	144	15	88	23	441	64
Stomis pumicatus	0	5	0	3	0	0	0	0	0	8
Trechus obtusus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Gesamt	125	574	445	808	431	938	136	577	1137	2897

Tab. II: Gesamtartenliste (Aktivität) der hinsichtlich der Flügelausbildung dimorphen Laufkäfer am Standort Schmandberg mit Angabe der tatsächlichen Flügellänge – getrennt nach Teilflächen.

Art	4		6		8		Gesamt	
	makro	brach	makro	brach	makro	brach	makro	brach
Badister sodalis	11	0	3	0	5	1	19	1
Bembidion lampros	0	4	0	9	0	2	0	15
Bembidion obtusum	0	0	0	0	0	0	0	0
Bembidion properans	1	6	4	41	0	4	5	51
Bembidion tetracolum	0	0	1	0	0	0	1	0
Calathus fuscipes	0	21	0	19	0	1	0	41
Calathus melanocephalus	0	1	0	0	1	1	1	2
Carabus granulatus	0	7	0	5	0	1	0	13
Microlestes maurus	0	0	0	0	1	0	1	0
Notiophilus biguttatus	2	0	0	1	0	0	2	1
Ophonus azureus	5	0	3	0	0	2	8	2
Platynus assimilis	1	0	1	0	0	0	2	0
Pterostichus melanarius	0	15	0	6	1	6	1	27
Pterostichus niger	1	0	0	0	0	0	1	0
Pterostichus oblongopunctatus	0	0	0	0	1	0	1	0
Pterostichus strenuus	0	0	1	2	0	1	1	3
Pterostichus vernalis	6	0	7	0	0	16	13	16
Gesamt	27	54	20	83	9	35	56	172

Tab. III: Gesamtartenliste (Aktivität) der hinsichtlich der Flügelausbildung dimorphen Laufkäfer am Standort Lenzen mit Angabe der tatsächlichen Flügellänge – getrennt nach Teilflächen.

Art	1		3		5		8		10		Gesamt	
	mak	brach	mak	brach	mak	brach	mak	brach	mak	brach	mak	brach
Agonum afrum	107	0	10	0	3	0	1	0	0	0	121	0
Agonum fuliginosum	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2
Badister sodalis	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Bembidion assimile	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Bembidion gilvipes	10	225	9	250	5	93	12	145	2	46	38	759
Bembidion guttula	46	36	90	154	82	76	84	82	33	52	335	400
Bembidion lampros	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Bembidion properans	0	1	7	11	8	10	2	1	0	1	17	24
Bradycellus harpalinus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Calathus fuscipes	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2
Cal. melanocephalus	1	0	1	0	4	2	1	0	1	0	8	2
Carabus granulatus	1	29	4	32	1	14	1	5	0	0	7	80
Clivina fossor	23	16	60	9	38	18	19	2	11	23	151	68
Dem. monostigma	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Dyschirius globosus	0	23	0	84	0	18	0	2	0	0	0	127
Oxyops. obscurus	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Philorhizus sigma	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Pter. anthracinus	18	50	19	21	9	3	0	1	2	2	48	77
Pter. longicollis	0	0	3	7	12	14	0	8	1	7	16	36
Pter. melanarius	2	9	10	84	16	252	2	22	9	70	39	437
Pterostichus niger	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
Pterostichus strenuus	0	29	2	18	2	8	0	6	1	1	5	62
Pterostichus vernalis	9	0	40	1	23	1	8	3	2	0	82	5
Syntomus truncatellus	0	0	0	0	0	13	0	1	0	0	0	14
Trechus obtusus	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Gesamt	220	424	257	675	205	523	130	279	62	202	874	2103

Erklärung

Ich versichere hiermit, dass ich meine Dissertation

Extensive Schweinefreilandhaltung und ihre Auswirkung auf tierische Lebensgemeinschaften am Beispiel der Laufkäfer (Coleoptera: Carabidae)

selbständig, ohne unerlaubte Hilfe angefertigt und mich dabei keiner anderen als der von mir ausdrücklich bezeichneten Quellen und Hilfen bedient habe.

Die Dissertation wurde in der jetzigen oder einer ähnlichen Form noch bei keiner anderen Hochschule eingereicht und hat noch keinen sonstigen Prüfungszwecken gedient.

Frankfurt, den 31.07.2011

(Benjamin Hill)

Curriculum Vitae

Persönliches

Name	Benjamin T. Hill
Geburtstag	5. Oktober 1969
Geburtsort	Frankfurt am Main
Familienstand	verheiratet, zwei Kinder

Schule

1979 – 1988	Ziehen-Gymnasium (Frankfurt), Allgemeine Hochschulreife
-------------	---

Studium

1991 – 1993	Grundstudium Biologie an der Goethe-Universität Frankfurt
1993 – 1998	Hauptstudium Biologie an der Philipps-Universität Marburg
1995	Auslandssemester an der University of Natal, Pietermaritzburg (Süd-Afrika)

Beruf

1998-2010	Angestellter beim Gutachter- und Planungsbüro Bioplan in Marburg
seit 2003	Freiberufliche Tätigkeit im Fachlektorat sowie als Übersetzer (Deutsch – Englisch)
seit 2011	Angestellter beim Gutachter- und Planungsbüro PGNU in Frankfurt
seit 2011	Angestellter beim European Forum on Nature Conservation and Pastoralism (UK)

Promotion

seit 2004	Doktorand an der Universität Marburg, AG Evolution und Systematik der Tiere (Prof. L. Beck)
2011	Einreichung der Dissertation am FB Biologie der Philipps-Universität Marburg